Le genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, insectes (Coleoptera, Paussidae, Ozaeninae) à genitalia femelles orthotopiques

Thierry DEUVE
Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Entomologie
45 rue Buffon, F-75005 Paris
deuve@mnhn.fr

Deuve T. 2001. — Le genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, insectes (Coleoptera, Paussidae, Ozaeninae) à genitalia femelles orthotopiques. *Zoosystema* 23 (3) : 547-578.

MOTS CLÉS
Insecta,
Coleoptera,
Adephaga,
Paussidae,
Ozaeninae,
Eustrini,
Eustra,
Ozaenaphaenops,
biospéléologie,
grottes tropicales,
néoténie,
Asie du Sud-Est,
Inde,
Sri Lanka,
Birmanie,
Thaïlande,
Malaisie,
Laos,
Vietnam,
Chine,
Japon,
Philippines,
Sulawesi,
Indonésie,
nouvelles espèces,
nouvelles sous-espèces.

RÉSUMÉ

Le genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, rassemble 22 espèces de l'Asie du Sud-Est, généralement humicoles, mais certaines cavernicoles. Toutes ces espèces ont des traits néoténiques sur l'appareil génital femelle : les genitalia femelles sont orthotopiques (gonopore situé sur le 7^{e} segment abdominal) et le gonostyle est présent (alors qu'il est absent chez tous les autres coléoptères Adephaga, sans exception connue). La corrélation possible entre vie cavernicole et néoténie partielle est brièvement discutée, mais avec la constatation d'un fait remarquable : dans l'évolution du genre *Eustra*, les traits néoténiques sont apparus *avant* la colonisation des cavités souterraines. Une clé d'identification est donnée. Au total, 13 nouveaux taxons sont décrits : *Eustra hammondi* n. sp., *E. gomyi* n. sp., *E. matanga darlingtoni* n. ssp., *E. matanga negrosensis* n. ssp., *E. csikii burmanensis* n. ssp., *E. taiwanica* n. sp., *E. pseudomatanga* n. sp., *E. pseudomatanga cavernicola* n. ssp., *E. plagiata peguensis* n. ssp., *E. ceylanica* n. sp., *E. indica* n. sp., *E. storki* n. sp. et *E. andrewesiana* n. sp. Le genre *Ozaenaphaenops* Deuve, 1986, qui correspondait aux espèces troglobiomorphes, est considéré ici comme un synonyme subjectif plus récent de *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846. Un lectotype est désigné pour *E. plagiata* Schmidt-Goebel, 1846, *E. japonica* Bates, 1892, et *E. batesi* Lewis, 1896.

KEY WORDS
Insecta,
Coleoptera,
Adephaga,
Paussidae,
Ozaeninae,
Eustrini,
Eustra,
Ozaenaphaenops,
biospeleology,
tropical caves,
neoteny,
Southeast Asia,
India,
Sri Lanka,
Burma,
Thailand,
Malaysia,
Laos,
Vietnam,
China,
Japan,
Philippines,
Sulawesi,
Indonesia,
new species,
new subspecies.

ABSTRACT

The genus Eustra *Schmidt-Goebel, 1846, insects (Coleoptera, Paussidae, Ozaeninae) with orthotopic female genitalia.*

The genus *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, includes 22 species from Southeast Asia, generally humicolous, but some of them being cavernicolous. All these species present neotenic features in the female genital apparatus: the female genitalia are orthotopic (i.e. gonopore located on the 7^{th} abdominal segment), and the gonostyle is present (but absent in all other adephagan Coleoptera, without exception). The possible correlation between the cave-dwelling life and this partial neoteny is briefly discussed, but with a remarkable fact: in the evolution of *Eustra*, the neotenic features appeared *before* the colonization of caves. An identification key of the species is given. Totally, 13 new taxa are described: *Eustra hammondi* n. sp., *E. gomyi* n. sp., *E. matanga darlingtoni* n. ssp., *E. matanga negrosensis* n. ssp., *E. csikii burmanensis* n. ssp., *E. taiwanica* n. sp., *E. pseudomatanga* n. sp., *E. pseudomatanga cavernicola* n. ssp., *E. plagiata peguensis* n. ssp., *E. ceylanica* n. sp., *E. indica* n. sp., *E. storki* n. sp., and *E. andrewesiana* n. sp. The genus *Ozaenaphaenops* Deuve, 1986, proposed for the troglobiomorphic species, is here considered as a junior subjective synonym of *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846. A lectotype is designated for *E. plagiata* Schmidt-Goebel, 1846, *E. japonica* Bates, 1892, and *E. batesi* Lewis, 1896.

INTRODUCTION

Le genre *Eustra* rassemble aujourd'hui 22 espèces de Carabiques Ozaeninae Hope, 1838, de petite taille (généralement de l'ordre de 3 mm), vivant dans la litière des forêts du Sud-Est asiatique ou bien dans les cavités souterraines. Ses représentants sont connus de l'Inde, le Sri-Lanka, la Birmanie, la Thaïlande, la Malaisie, le Laos, le Vietnam, la Chine méridionale, le Japon, les Philippines et quasiment toutes les îles d'Indonésie, y compris le Sulawesi. Le genre semble ne pas franchir la Ligne de Wallace : ces insectes n'ont jamais été rencontrés en Nouvelle-Guinée.

Premières découvertes

Le genre *Eustra* a été créé en 1846 par Schmidt-Goebel pour caractériser un très petit Ozaeninae trouvé en Birmanie, qu'il nomma *Eustra plagiata*. Cet insecte se distinguait aisément de tous les autres membres de la sous-famille par sa taille très réduite, son coloris testacé, ses élytres larges et courts, sans striation mais couverts d'une fine pubescence, et par ses palpes à l'extrémité pointue (Fig. 1). À cette époque, la validité du genre ne faisait déjà aucun doute, mais ces exemplaires étaient rares dans les collections. Le célèbre naturaliste anglais H.-W. Bates baptisa en 1892 *E. japonica* une « variété » aux élytres assombris de *E. plagiata,* qui lui fut envoyée du Japon et que son compatriote G. Lewis considéra comme une « bonne espèce », nommée « *E. batesi* » en 1896. Il fallut attendre le début du siècle suivant pour que H. E. Andrewes (1919) décrivît d'autres espèces du même genre, de Bornéo, sous les noms de *E. matanga* et *E. bryanti*. À cette époque, quelques dizaines de spécimens tout au plus étaient connus des entomologistes.

Andrewes, dans le même travail, décrivit aussi un genre voisin, *Dhanya*, partageant avec les *Eustra* la petite taille.

En 1949, M. Bänninger publia la description d'*Eustra chinensis*, espèce découverte en Chine méridionale et bien caractérisée par sa taille plus grande, puis il fallut attendre 1964 pour que S.-I. Uéno découvrît une nouvelle espèce dans les îles

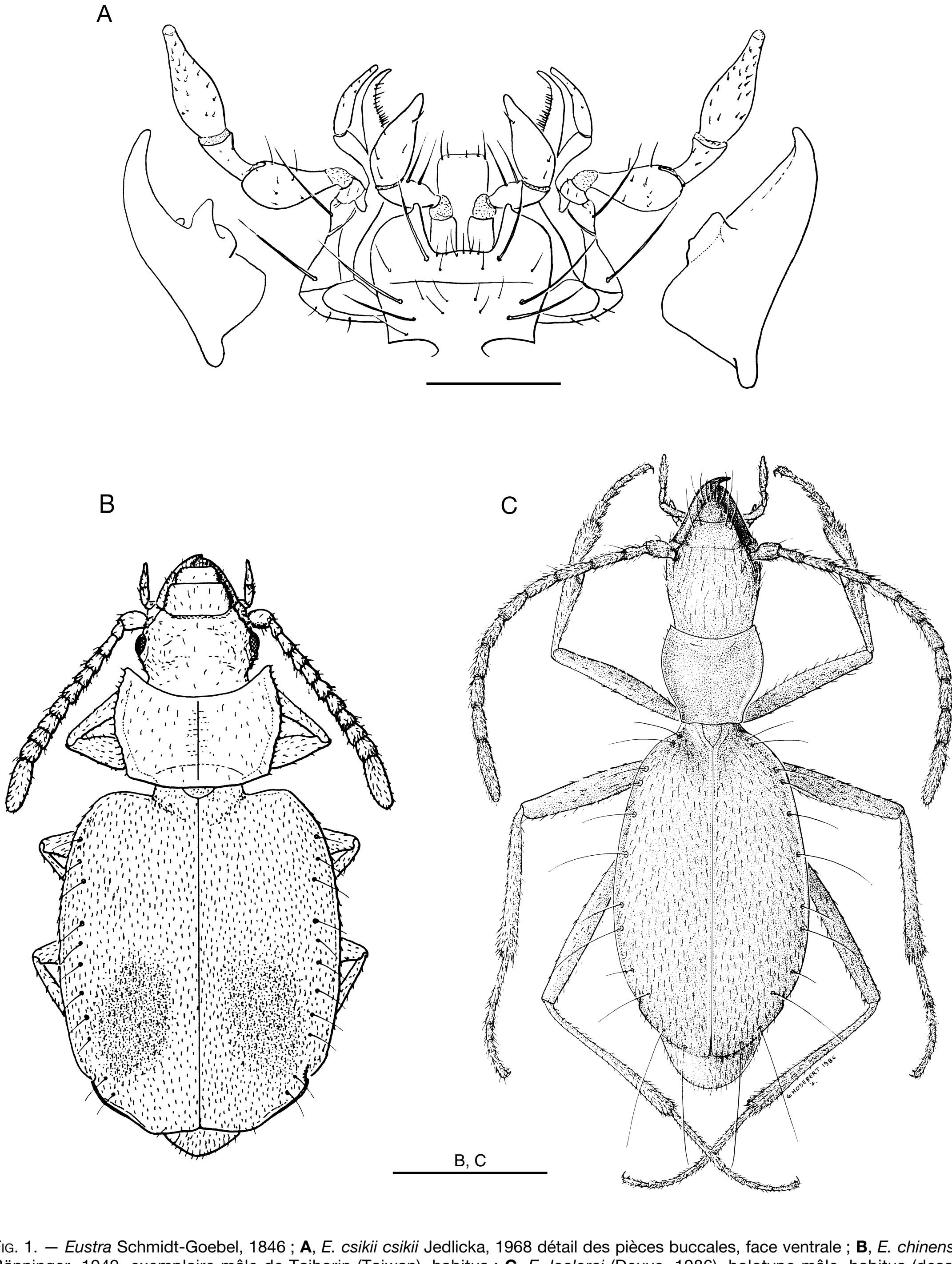


FIG. 1. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846 ; **A**, *E. csikii csikii* Jedlicka, 1968 détail des pièces buccales, face ventrale ; **B**, *E. chinensis* Bänninger, 1949, exemplaire mâle de Taihorin (Taiwan), habitus ; **C**, *E. leclerci* (Deuve, 1986), holotype mâle, habitus (dessin G. Hodebert). Noter l'allongement général du corps et des appendices ainsi que l'absence totale des yeux. Échelles : A, 0,2 mm ; B, C, 1 mm.

méridionales de l'archipel nippon, *E. crucifera*, et 1968 pour que A. Jedlička décrivît *E. csikii* du Tonkin.
Ainsi, il y a moins de 30 ans, les *Eustra* étaient encore très peu connues. À peine plus d'une demi-douzaine d'espèces avaient été décrites et ce genre, toujours rare dans les collections, apparaissait limité au Japon et aux régions tropicales du Sud-Est asiatique où il vivait dans la litière des forêts.
Le genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, et le genre voisin *Dhanya* Andrewes, 1919, étaient cependant si bien caractérisés que Jeannel, dès 1946, les avait tout deux isolés dans une tribu spéciale, les Eustrini, définie par la petite taille de ses représentants et par la forme du dernier article des palpes buccaux, qui est fusiforme, rétréci en pointe à l'apex, et non pas élargi et obtusément tronqué comme chez tous les autres Ozaeninae. Encore aujourd'hui cette distinction mérite d'être maintenue.

Adaptation à la vie cavernicole

En 1981 fut décrite par Shun-Ichi Uéno sous le nom d'*Eustra caeca* une espèce de Thaïlande très différente des précédentes. Elle était en effet microphtalme et aveugle et d'une allure générale beaucoup plus déliée que celle de toutes ses congénères. Elle avait pourtant été trouvée dans un biotope épigé, simplement sous un tronc d'arbre dans une forêt humide.
En 1986, une expédition biospéléologique conduite par Philippe Leclerc et Louis Deharveng permit pour la première fois l'exploration de grottes situées en zone tropicale à l'extrémité Nord-Ouest du même pays, à proximité de la frontière birmane (Deharveng & Leclerc 1989). Ce fut alors une réelle surprise de découvrir dans ces cavités souterraines deux espèces apparentées au genre *Eustra*, mais au faciès très différent, aphaenopsien, c'est-à-dire dépigmentées, aveugles et de forme allongée, en particulier les pattes et les antennes. L'une était microphtalme, l'autre franchement anophtalme. Je plaçai dans le genre nouveau *Ozaenaphaenops* ces deux espèces (Deuve 1986), en référence à leurs caractères ultra-évolués de troglobiontes. Deux autres espèces, moins spécialisées morphologiquement mais également cavernicoles, furent trouvées dans les mêmes grottes : *Eustra lebretoni* Deuve, 1987, et *E. troglophila* Deuve, 1987, l'une guanophile, l'autre vivant dans la profondeur de la grotte. Quelques années plus tard, une nouvelle espèce aveugle fut découverte dans une autre cavité de la zone tropicale par les biospéléologues français Louis Deharveng et Anne Bedos, *Eustra honchongensis* Deuve, 1996, mais cette fois dans une région très différente, dans l'extrême Sud du Vietnam, près de la côte et de la frontière cambodgienne. Enfin, tout récemment une espèce troglobie a été découverte par les mêmes récolteurs au Laos, dans des grottes de basse altitude de la vallée du Mékong (Deuve 2000).
Ces découvertes furent étonnantes car on a longtemps cru que les coléoptères Caraboidea n'avaient pas pu coloniser le domaine souterrain des régions tropicales (Jeannel 1965). Rares étaient en effet les espèces troglobies connues qui vivaient dans des grottes chaudes et humides. Jusqu'à une date récente, la seule exception à cette règle était le Brachinidae Bonelli, 1810, *Brachynillus varendorffi* Reitter, 1903, de Tanzanie (Basilewsky 1959 ; Deuve 1987b ; Casale *et al.* 1998).
Depuis, un très petit nombre d'espèces tropicales ont été décrites parmi les Caraboidea au cours des deux dernières décennies, appartenant essentiellement aux Harpalidae Platynini Bonelli, 1810 (*cf.* Deuve 1987b ; Casale *et al.* 1998) : *Speleocolpodes frianai* Barr, 1977, *Tepuydytes auyanensis* Monguzzi & Trezzi, 1993, et *Speleodesmoides raveloi* Mateu, 1978 (Harpalidae Platynini) en Amérique néotropicale, *Speagonum mirabile* Moore, 1977, *Trogloagonum novaehiberniae* Casale, 1982 (Harpalidae Platynini) et *Mateuellus troglobioticus* (Deuve, 1990) (Harpalidae Abacetini Tschitschérine, 1898) en Nouvelle-Irlande et à Sulawesi, mais aussi *Trechiamiotes siamensis* (Deuve 1988, 1998) en Thaïlande centrale et *Laosaphaenops deharvengi* Deuve, 2000, au Laos (Trechidae Bonelli, 1810).
En Chine méridionale, les genres de Trechidae qui ont été récemment décrits ont été découverts dans des cavités de la zone non pas tropicale, mais

TABLEAU I. — Coléoptères Caraboidea troglobies de l'Asie du Sud-Est.

Taxons	Famille	Localisation	Climat
Sinaphaenops Uéno & Wang, 1991	Trechidae	Chine, Guizhou	Subtropical
Dongodytes Deuve, 1993	Trechidae	Chine, Guangxi	Subtropical
Guizhaphaenops Vigna Taglianti, 1997	Trechidae	Chine, Guizhou	Subtropical
Thaumastaphaenops Magrini, Vanni & Zanon, 1997	Trechidae	Chine, Guizhou	Subtropical
Junnaphaenops Uéno, 1997	Trechidae	Chine, Yunnan	Subtropical
Libotrechus Uéno, 1998	Trechidae	Chine, Guizhou	Subtropical
Oodinotrechus Uéno, 1998	Trechidae	Chine, Guizhou	Subtropical
Uenotrechus Deuve & Tian, 1999	Trechidae	Chine, Guizhou	Subtropical
Eustra leclerci (Deuve, 1986)	Paussidae	Thaïlande	Tropical
Eustra deharvengi (Deuve, 1986)	Paussidae	Thaïlande	Tropical
Eustra lebretoni Deuve, 1987	Paussidae	Thaïlande	Tropical
Eustra troglophila Deuve, 1987	Paussidae	Thaïlande	Tropical
Trechiamiotes siamensis (Deuve, 1988)	Trechidae	Thaïlande	Tropical
Laosaphaenops deharvengi Deuve, 2000	Trechidae	Laos	Tropical
Eustra lao Deuve, 2000	Paussidae	Laos	Tropical
Eustra honchongensis Deuve, 1996	Paussidae	Vietnam	Tropical
Eustra pseudomatanga cavernicola n. ssp.	Paussidae	Sulawesi	Tropical
Mateuellus troglobioticus (Deuve, 1990)	Harpalidae	Sulawesi	Tropical
Trogloagonum novaehiberniae Casale, 1982	Harpalidae	N^{elle} Irlande	Tropical
Speagonum mirabile Moore, 1977	Harpalidae	N^{elle} Irlande	Tropical
Trichozaena cavicola Moore, 1977	Paussidae	N^{elle} Irlande	Tropical

subtropicale : *Sinaphaenops* Uéno & Wang, 1991, *Dongodytes* Deuve, 1993, *Guizhaphaenops* Vigna Taglianti, 1997, *Thaumastaphaenops* Magrini, Vanni & Zanon, 1997, *Oodinotrechus* Uéno, 1998, *Libotrechus* Uéno, 1998, *Uenotrechus* Deuve & Tian, 1999.

Tous ces coléoptères Caraboidea troglobies, ponctuellement trouvés dans des grottes tropicales, appartiennent aux trois familles suivantes : Harpalidae, Trechidae et Brachinidae. Les seuls Paussidae Ozaeninae cavernicoles auparavant connus, *Sphaerostylus guineensis* Alluaud, 1925, en Afrique, *Itamus castaneus* Schmidt-Goebel, 1846, en Thaïlande (Deuve 1987a), *Trichozaena cavicola* Moore, 1977, en Nouvelle-Irlande, et quelques représentants du genre *Pachyteles* Perty, 1834, en Amérique latine, sont en effet des espèces très peu différenciées morphologiquement, sans doute davantage troglophiles que véritablement troglobies, encore que cette distinction mériterait d'être discutée et précisée.

De la région orientale proprement dite n'étaient donc signalées que de rares espèces localisées aux territoires périphériques de cette zone (Chine, Sulawesi, Nouvelle-Irlande), à l'exception de *Trechiamiotes siamensis* connu du centre de la Thaïlande et de *Laosaphaenops deharvengi* qui vient d'être découvert au Laos. Pour le reste, il faut reconnaître que les immenses domaines karstiques de ces pays ont fait l'objet de bien peu de prospections biospéléologiques et réservent probablement d'autres surprises.

Les découvertes de représentants troglobies du genre *Eustra* dans des cavités de Thaïlande et du Vietnam méridional, avec des caractères morphologiques ultraspécialisés, confirment d'une part que les Paussidae Latreille, 1806, peuvent s'adapter à la vie souterraine jusqu'à devenir anophtalmes et acquérir un faciès troglobiomorphe de type aphaenopsien (voir *Eustra leclerci*, Fig. 1C), d'autre part que ce sont surtout des lignées de coléoptères Caraboidea bien spéciales, en particulier des Paussidae Ozaeninae, qui ont effectivement colonisé les grottes chaudes du Sud-Est asiatique tropical (Tableau 1).

En plus des espèces précédemment citées, je donne ci-dessous la description d'une population de l'espèce *Eustra pseudomatanga* n. sp., nommée *cavernicola* n. ssp., qui a été découverte dans une grotte de l'Île de Sulawesi et confirme à nouveau la faculté d'adaptation de ce genre au milieu souterrain tropical du Sud-Est asiatique.

NÉOTÉNIE

La découverte de Paussidae Ozaeninae ultraspécialisés adaptés aux grottes tropicales de la région orientale devait réserver une surprise plus grande encore : les deux premiers taxons troglobies trouvés en Thaïlande, « *Ozaenaphaenops* » *leclerci* et « *O.* » *deharvengi*, montraient en effet un exemple remarquable de néoténie partielle, localisée à l'extrémité abdominale des femelles (Deuve 1987b). Ces traits morphologiques archaïques, interprétés comme le résultat d'un arrêt précoce du développement préimaginal, furent aussi trouvés chez les deux autres espèces cavernicoles du genre *Eustra*, de forme générale pourtant moins spécialisée, *E. lebretoni* et *E. troglophila* (Deuve 1987a). Dans un premier temps, un lien causal fut évoqué entre néoténie et vie cavernicole.
J'ai nommé **orthotopique** ce type de genitalia qui est unique parmi tous les insectes Holométaboles (Deuve 1988a, 1993). Le gonopore femelle est localisé dans la membrane « intersegmentaire » VII-VIII, c'est-à-dire juste en arrière du ventrite VII et en avant d'une « plaque génitale », qui correspondrait au sternite ou au coxosternite VIII, elle-même située entre les pleurites VIII latéro-ventraux (Figs 7C, D ; 8A, C). Les gonopodes femelles, qui sont les appendices du segment IX, sont séparés l'un de l'autre par des éléments sternaux (Fig. 7B), tandis qu'un « protovagin » sacculaire, non raccordé à l'oviducte, est visible dans les aires sternales VIII et IX. Ce type de genitalia est qualifié d'*orthotopique* dans la mesure où persiste le positionnement métamérique initial des différentes parties constitutives. Les aires segmentaires VII, VIII et IX se suivent sériellement d'avant en arrière et le gonopore femelle a conservé sa position primitive en marge postérieure du segment VII (Fig. 8A).
Cette *orthotopie* correspond à un stade normalement transitoire du développement des genitalia femelles. Chez les autres Holométaboles, et en particulier tous les coléoptères, les aires sternales VIII et IX s'invaginent au cours du développement pour constituer les conduits génitaux ectodermiques internes (formations « vaginales », bursa copulatrix, spermathèque, etc.) en entraînant dans ce mouvement morphogénétique le gonopore primaire. Se constitue alors un gonopore secondaire **épitopique**, situé dans la périphérie arrière de cette large zone d'invagination, tandis que les pleurites VIII se rejoignent médianement pour « fermer » ventralement le boîtier abdominal (Fig. 8B). Les gonopodes IX se juxtaposent également, puisqu'ils ne sont plus séparés par des sclérites sternaux mais encadrent désormais le gonopore secondaire néoformé (Deuve 1988a, 1993).
Dans le genre *Dhanya* Andrewes, 1919, récemment révisé par Stork (1985), les genitalia femelles sont normalement épitopiques. Des genitalia orthotopiques (néoténiques) n'avaient jusqu'à présent été décrits que chez les quelques espèces cavernicoles des genres *Eustra* et *Ozaenaphaenops*. J'ai donc cherché à étudier la totalité du genre *Eustra* (dans lequel j'inclus désormais les deux espèces troglobies décrites initialement comme *Ozaenaphaenops*) pour vérifier la répartition de ces traits néoténiques dans ce groupe zoologique. J'ai ainsi pu constater que *tous les représentants du genre Eustra* ont des genitalia orthotopiques bâtis selon la même architecture déjà décrite (Deuve 1987a, b, 1993). La seule variante concerne l'espèce *E. crucifera*, chez laquelle les gonopodes IX ne sont pas séparés et écartés l'un de l'autre par des formations sternales mais sont quasi-jointifs. La plaque génitale (sternite VIII) est bien située entre les pleurites VIII, mais dans un plan différent de celui du segment IX. De la sorte, les segments VII, VIII et IX sont situés dans trois plans télescopés les uns dans les autres. Ces genitalia sont encore orthotopiques, mais de structure un peu moins archaïque que ceux des autres espèces du genre *Eustra*. Ils représentent en quelque sorte une forme de transition vers le type épitopique. Je ne suis cependant pas parvenu à trouver dans ce genre, comme je l'espérais, tous les intermédiaires transitionnels entre les types orthotopique et épitopique.
Un deuxième trait néoténique est visible dans le genre *Eustra* qui n'a encore fait l'objet d'aucune citation dans la littérature entomologique et porte aussi sur les genitalia femelles, plus précisément sur les gonopodes.

Les gonopodes des femelles de coléoptères correspondent dans certains cas aux appendices du segment VIII de l'abdomen, qui sont le plus souvent absents, mais plus généralement ce sont les appendices du IX^{e} segment qui seuls demeurent très développés et participent à l'oviposition. Ils sont alors constitués chacun de deux basipodites, subcoxa et coxa (Deuve 1993, 1994), parfois fusionnés l'un à l'autre, et d'un télopodite distal, limité à un seul article, rudimentaire, nommé gonostyle. En principe, le gonostyle, qui est souvent visible chez les coléoptères Polyphaga, est toujours absent chez les coléoptères Adephaga.

J'ai nommé « **organe sétulé subapical** » (Deuve 1988a, 1993) une petite fossette sétifère visible à l'extrémité du gonocoxite (Fig. 8D). Cet organe correspondrait à l'emplacement vestigial du gonostyle régressé, visible dans certains cas quoique rudimentaire, par exemple chez *Carabus* Linné, 1758, où on peut l'observer, minuscule mais présent au fond de la fossette sétifère (Deuve 1988a, 1993). Il s'agit bien d'un organe particulier à fonction sensorielle, visible chez la quasi-totalité des coléoptères Adephaga et généralement situé un peu en avant de l'apex du gonocoxite. Or, dans le genre *Eustra*, il n'y a pas d'*organe sétulé subapical*, mais le gonostyle, normalement constitué, est distinct en tant que tel à l'extrémité du gonocoxite, exactement comme il le serait sur un gonopode de femelle de coléoptère Polyphaga (Figs 9A-10D). Cette « réapparition » du gonostyle peut être interprétée comme un trait néoténique, au même titre que l'orthotopie du gonopore, car on peut imaginer que ce territoire est présent au cours du développement à l'extrémité distale de l'ébauche gonopodiale, puis habituellement régresse ou plutôt s'intègre dans l'*organe sétulé subapical*. Curieusement, il n'est guère dans le genre *Eustra* que chez les quelques espèces cavernicoles de Thaïlande, *Eustra lebretoni, E. troglophila* et *E. leclerci* (la femelle d'*E. deharvengi* n'est pas connue), que ce gonostyle n'est pas apparent.

Dans le genre voisin *Dhanya*, possible groupe-frère des *Eustra*, les genitalia femelles sont normalement épitopiques, l'*organe sétulé subapical* est visible et il n'y a pas de gonostyle à l'extrémité du gonocoxite.

ABRÉVIATIONS

lp/Lp	rapport de mensurations, largeur du pronotum / Longueur du pronotum ;
BMH	Bishop Museum, Honolulu (Dr G. Samuelson) ;
CAS	California Academy of Sciences, San Francisco (Dr D. Kavanaugh) ;
ETH	Eidgenossische Technische Hochschule, Zürich (Dr W. Sauter, Dr B. Merz) ;
IRSNB	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles (Dr K. Desender) ;
MCSN	Museo Civico di Storia Naturale, Gêne (Dr R. Poggi) ;
MCZC	Museum of Comparative Zoology, Harvard (Dr D. G. Furth, Dr S. P. Cover) ;
MHNG	Muséum d'Histoire naturelle (Dr C. Bésuchet, Dr I. Löbl) ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
MNHU	Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin (Dr F. Hieke) ;
MNP	Muséum National d'Histoire Naturelle, Prague (Dr J. Jelinek) ;
BMNH	Natural History Museum, Londres (Dr N. Stork) ;
NIAS	National Institute of Agricultural Sciences, Yatabe (Dr N. Fukuhara) ;
NSMNH	National Science Museum (Natural History), Tokyo (S. I. Uéno) ;
NTS	Naturhistoriska Tiksmuseet, Stokholm (Dr T. Nyholm) ;
RMNH	Muséum d'Histoire Naturelle, La Haye (Dr J. Krikken) ;
SIW	Smithsonian Institution, Washington (Dr T. L. Erwin) ;
TMAB	Termeszettudomanyi Muzeum Allatara, Budapest (Dr O. Merkl).

SYSTÉMATIQUE

Genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846

Eustra Schmidt-Goebel, 1846 : 65 (espèce-type : *E. plagiata* Schmidt-Goebel, 1846, par monotypie). — Lacordaire 1854 : 161. — Chaudoir 1854 : 283, 289, 309 ; 1868 : 71. — Bates 1873 : 237. — Andrewes 1919 : 295 ; 1929 : 163, 167. — Bänninger 1927 : 189, 206. — Jeannel 1946 : 48. — Stork 1985 : 1121. — Deuve 1987b : 396 (*pro parte*) ; 1988b : 420 (*pro parte*) ; 1993 : 70 (*pro parte*). — Ball & McCleve 1990 : 40. — Casale *et al.* 1998 : 1056 (*pro parte*).

Ozaenaphaenops Deuve, 1986 : 161 (espèce-type : *O. leclerci*, par désignation originelle) (*pro parte*), n. syn. — Deuve 1987b : 388 (*pro parte*) ; 1988b : 420 (*pro parte*) ; 1993 : 68 (*pro parte*). — Deharveng & Leclerc 1989 : 97 (*pro parte*). — Casale *et al.* 1998 : 1056 (*pro parte*).

Description

Longueur 2,8-6,3 mm (généralement entre 3 et 4 mm). Coloris le plus souvent jaune testacé clair, concolore ou avec une tache rembrunie sur chaque élytre, située vers le milieu ou en arrière du milieu du disque (deux taches, l'une antérieure, l'autre postérieure, chez *E. crucifera*) : la capsule céphalique parfois un peu plus foncée que le pronotum et le fond élytral. Appendices toujours jaune testacé pâle. Seule une espèce, *E. bryanti* Andrewes, 1919, est de coloris foncier plus sombre, brun rougeâtre.

Tête de taille moyenne, assez courte (Fig. 1B), généralement rétrécie en arrière avec une constriction collaire distincte, parfois dilatée, un peu hypertrophiée chez certaines espèces cavernicoles (Fig. 1C). Yeux toujours petits, mais en général plus convexes que les tempes, parfois vestigiaux ou absents chez les formes troglobies. Front et vertex convexes, lisses, avec une pubescence fine et éparse, peu dense, homogène ; pas de fossettes perceptibles. Sillon clypéo-frontal bien visible, rectiligne, mais avec deux angulations obtuses aux quarts externes. Clypéus trapézoïdal, pubescent, avec quatre soies principales, plus longues, près de la marge antérieure. Labre en languette rétrécie en avant et à bord antérieur arrondi, margé de huit à dix soies. Mandibules modérément longues, falciformes, les rétinacles bien développés (Fig. 1A), prolongés à droite en forte dent pointue. Palpes pubescents, le dernier article fusiforme, l'apex le plus souvent brusquement aminci. Languette labiale bisétulée. Mentum et submentum soudés, la ligne de suture visible dans la partie médiane, le mentum très profondément échancré, mais la dent peu distincte, très obtuse et à peine saillante, effacée (Figs 1A ; 2A). Gula assez étroite, plus large en arrière qu'en avant. Antennes pubescentes dès la base, relativement courtes, épaissies progressivement vers l'extrémité apicale, dépassant généralement en arrière de un à trois articles la base du pronotum (plus fines et plus longues chez des espèces troglobies comme *E. leclerci*) ; le dernier article différencié, sensiblement de même longueur que les trois précédents articles réunis.

Pronotum transverse (généralement de 1,4 à 1,7 fois plus large que long, parfois nettement plus allongé chez les espèces cavernicoles), souvent subcordiforme, rétréci en arrière, sensiblement moins volumineux ou de même volume que la tête (mais nettement plus volumineux chez *E. bryanti* Andrewes, 1919). Bord apical plus ou moins incurvé, les angles antérieurs aigus et saillants, les côtés arrondis en avant puis souvent un peu sinués en arrière, les angles postérieurs obtus ou droits, généralement petits. Bord latéral soit lisse soit muni de petites protubérances sétigères qui lui donnent un aspect denticulé. Base rectiligne ou parfois faiblement saillante, toutefois jamais franchement lobée. Disque modérément convexe, lisse, avec quelques soies éparses, les gouttières plus ou moins creusées, les marges latérales un peu relevées. Sillon médian distinct mais fin et superficiel, les fossettes basales punctiformes mais peu profondes, à peine marquées.

Pleures prothoraciques lisses et sans particularité. Cavités procoxales fermées, l'apophyse pleurale et l'apophyse sternale accolées, jointives, mais nullement emboîtées l'une dans l'autre (Fig. 2B).

Mesothorax étroit, le mésosternum lisse, glabre, nullement prolongé en arrière par une apophyse intercoxale (Fig. 6), partiellement fusionné aux mésépisternites, séparé de ceux-ci par un sillon seulement dans la partie antérieure. Mésépimérites distincts, atteignant largement les cavités coxales (type « disjoint », Sloane 1924), séparés des mésépisternites par un sillon pleural bien visible. Mesocoxae à peine subconiques, faiblement saillantes.

Scutellum visible dorsalement.

Élytres jointifs mais non soudés, libres, sans striation, généralement larges, les épaules marquées mais arrondies, le disque modérément convexe, pubescent, les marges latérales un peu relevées, la bordure latéro-apicale avec en oblique une « rampe de Coanda » saillante (Fig. 3B). Microsculpture du disque composée de microgranules (Fig. 3C) parfois associés à des formations « en écailles » (Fig. 2F). Soies discales fines et assez courtes, semblant réparties de façon homogène mais en fait irrégulièrement alignées en une dizaine de rangées longitudinales correspondant à la

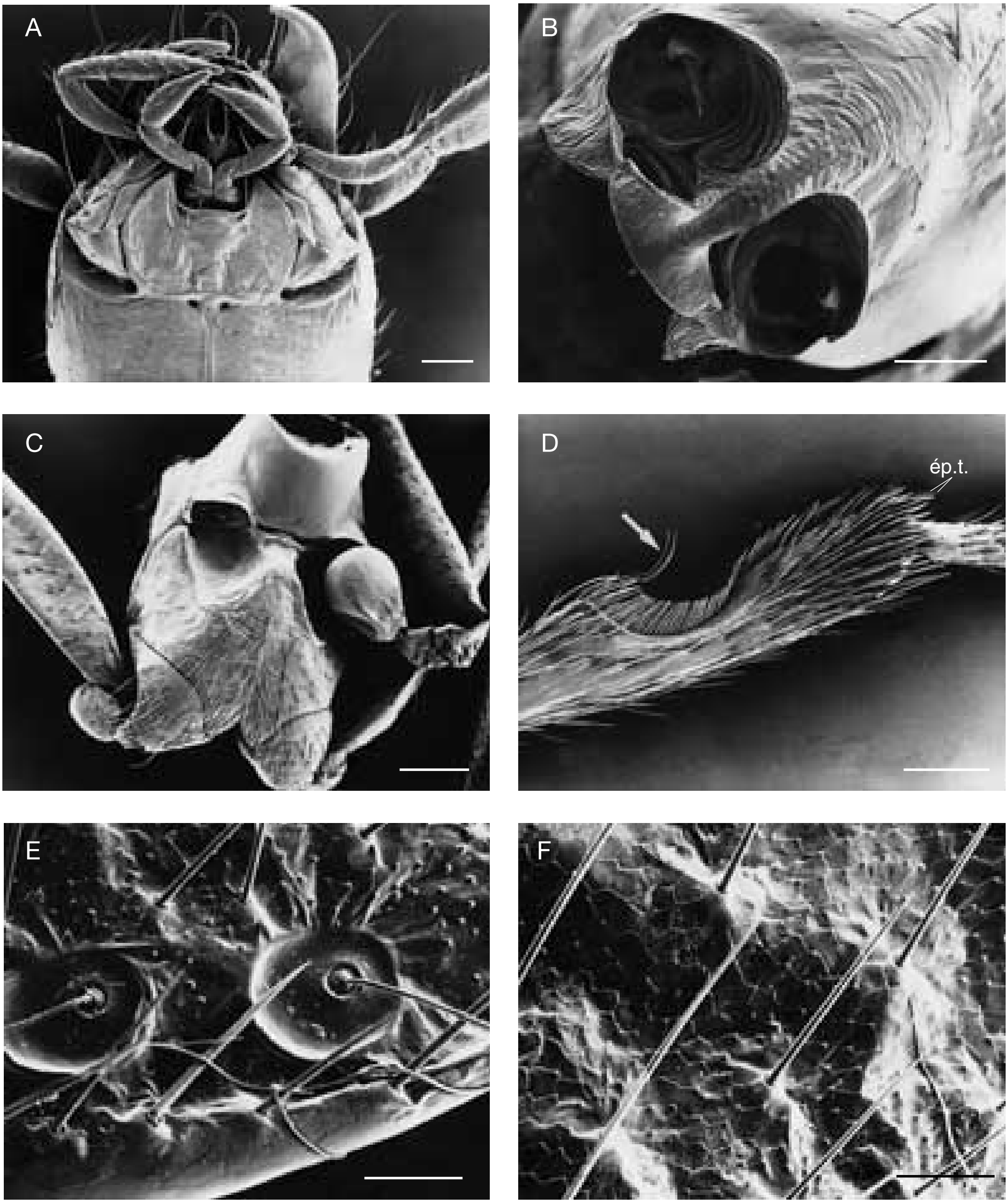


FIG. 2. — *Eustra leclerci* (Deuve, 1986), paratype femelle, détails morphologiques (micrographies au MEB) ; **A**, face ventrale de la tête montrant les pièces buccales, le mentum fusionné au submentum, la gula particulièrement étroite et la présence de deux invaginations du tégument à la base du submentum qui correspondent aux metatentorinae (base du tentorium) ; **B**, cavités procoxales de type « fermé », les extrémités de l'apophyse intercoxale et des propleures cependant seulement en contact, nullement emboîtées ; **C**, face ventrale des méso- et métathorax. Le mésosternum sans expansion postérieure intermésocoxale ; **D**, organe de toilette protibial. Noter la présence des deux éperons terminaux (**ép.t.**) en position distale, indifférenciés, courts et symétriques. Deux soies longues et courbées (« sigmochètes ») (**flèche**), tiennent lieu de système d'accrochage pour lisser les antennes ; **E**, **F**, Bordure marginale de l'élytre gauche, montrant la base de deux trichobothries de la « série ombiliquée », des sensilles trichoïdes en crête du repli épipleural et quelques bases de soies discales sur fond de microsculpture « en écailles » et granuleuse. Échelles : A, B, D, 0,1 mm ; C, 0,2 mm ; E, 20 µm ; F, 30 µm.

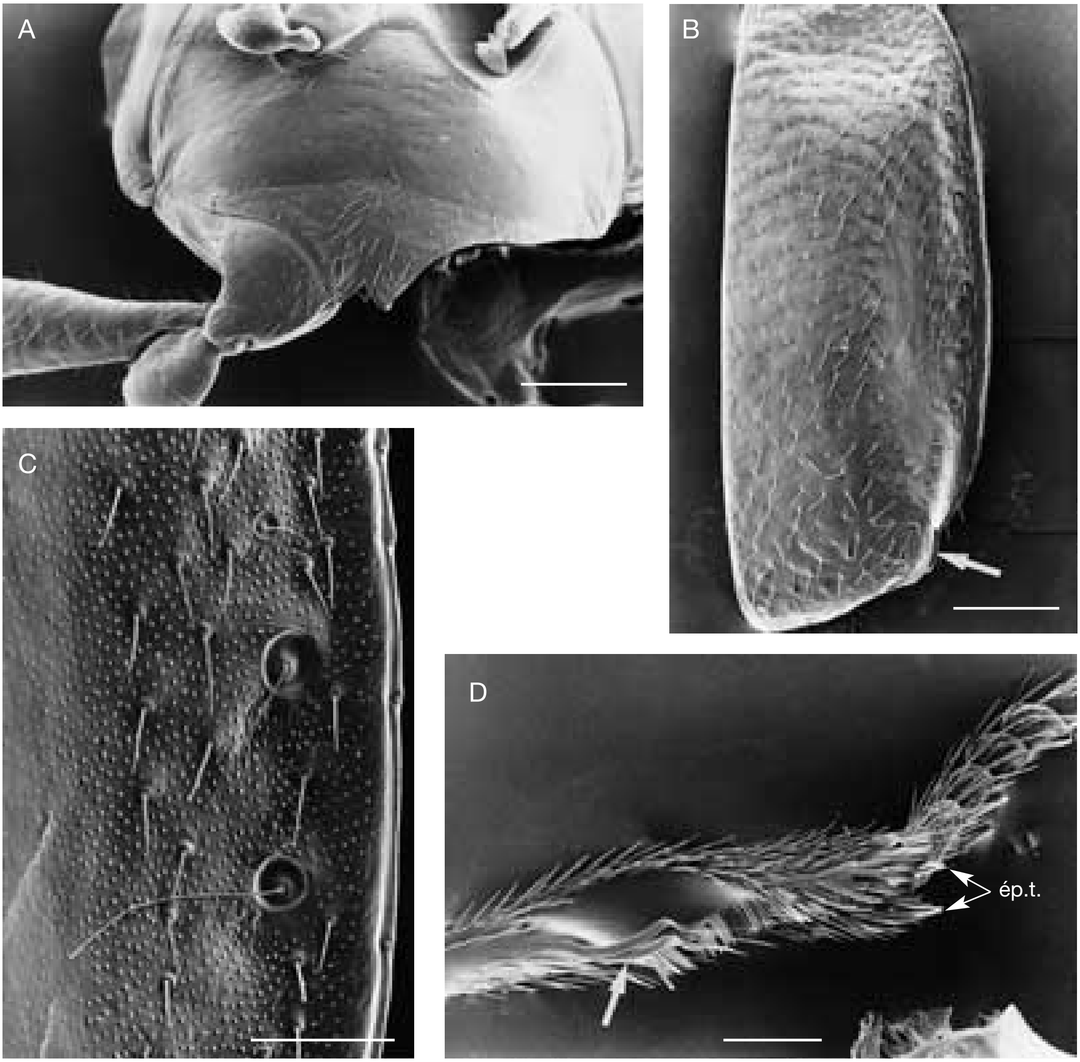


FIG. 3. — *Eustra csikii csikii* Jedlička, 1968, de Hoa Binh ; **A**, métasternum, face ventrale et base de la patte métathoracique droite ; **B**, élytre droit montrant la rampe de Coanda (**flèche**), la « série ombiliquée » marginale et la disposition des soies discales, non pas parfaitement alignées en rapport avec la nervuration primitive, mais insérées selon des lignes de courbes plus ou moins transversales distinctes sur cette micrographie ; **C**, détail de la marge élytrale, montrant quelques trichobothries de la « série ombiliquée », la faible serrulation de la crête épipleurale, les soies trichoïdes discales pas vraiment alignées sur fond tégumentaire granuleux, sans formations « en écailles » visibles ; **D**, extrémité protibiale et base tarsale de la patte prothoracique, face ventrale montrant l'échancrure de toilette, la position distale des deux éperons terminaux indifférenciés (**ép.t.**), la différenciation de deux soies spéciales (« sigmochètes ») (**flèche**) qui permettent l'accrochage et le maintien de l'antenne lors de son lissage. Échelles : A, 0,2 mm ; B, 0,3 mm ; C, D, 0,1 mm.

nervation d'origine. Série ombiliquée dans la gouttière marginale, composée d'environ 12 à 20 trichobothries, longues mais de tailles variables (Figs 2E ; 3C). Crête du repli épipleural souvent un peu serrulée, chaque angulation correspondant à l'insertion d'un pore sétigère (Figs 2E ; 3C).

Métathorax plus large que le mésothorax (Fig. 2C). Métasternum pubescent, prolongé en avant par un lobe intermésocoxal large, à extrémité arrondie, qui n'atteint pas le bord postérieur du mésosternum. Sillons sternaux disposés en croix, le sillon paracoxal subrectiligne, éloigné des

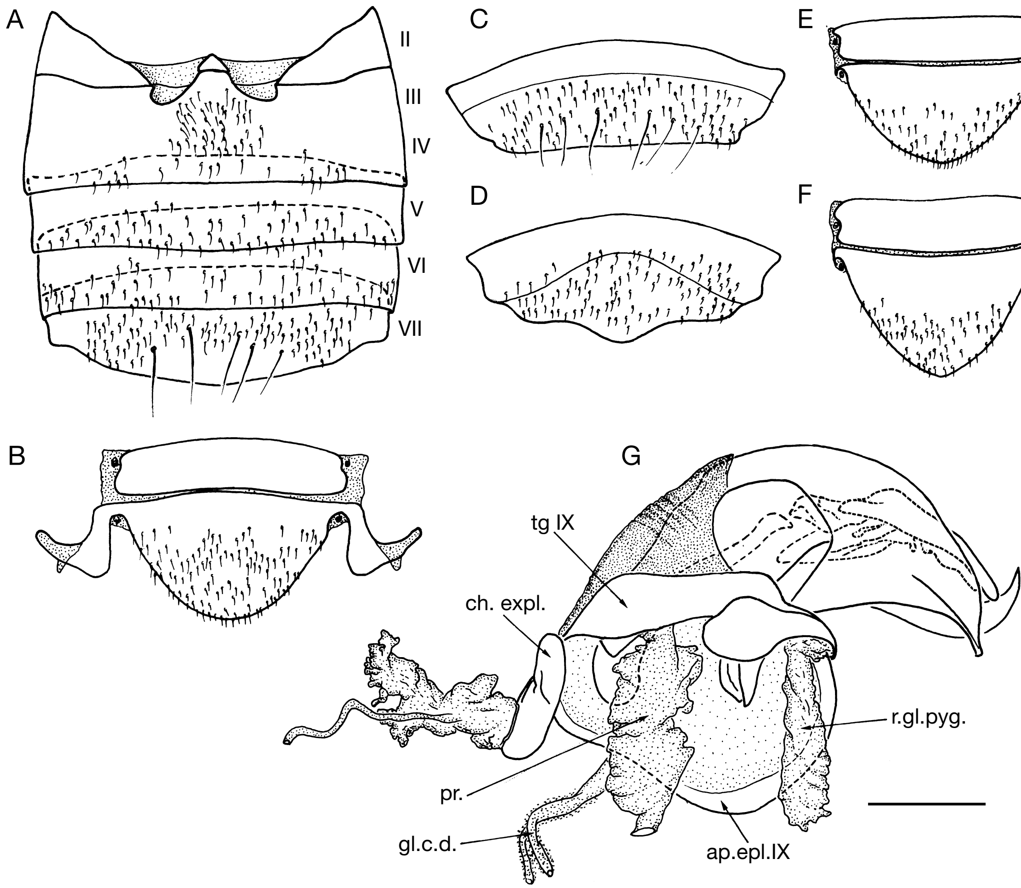


FIG. 4. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, détails de l'abdomen de deux espèces cavernicoles « aphaenopsiennes » ; **A**, *E. deharvengi* (Deuve, 1986), holotype mâle, ventrites II à VII ; **B**, *idem*, extrémité distale de la face dorsale de l'abdomen, tergites VII et VIII et épipleurites (*cf.* Deuve 1987b, 1994) écartés. Noter tout spécialement la petite taille de ces sclérites pleuraux ; **C**, *E. leclerci* (Deuve, 1986), ventrite VII du mâle ; **D**, *idem*, ventrite VII de la femelle ; **E**, *idem*, tergites VII et VIII du mâle ; **F**, *idem*, tergites VII et VIII de la femelle ; **G**, *idem*, segment abdominal IX complet et édéage de l'holotype mâle. Noter le relatif développement du tergite IX ainsi que la présence des « chambres d'explosion ». Des canalicules glandulaires sont bien visibles sur l'ectoderme des canaux déférents. Abréviations : **ap. epl. IX**, apodème des épipleurites IX fusionnés ; **ch. expl.**, chambre d'explosion ; **gl.c.d.**, glandes des canaux déférents ; **pr.**, proctodéum ; **r.gl.pyg.**, réservoir de la glande « pygidiale » ; **tg IX**, tergite IX. Échelle : 0,5 mm.

cavités métacoxales, délimitant en arrière des aires paracoxales assez étendues, cependant plus petites que les aires sternales antérieures (Figs 2C ; 3A). Le métasternum prolongé en arrière par une large apophyse intermétacoxale bilobées, au contact du triangle intercoxal du ventrite II de l'abdomen. Métépisternite et métépimérite sensiblement de même surface, séparés par un sillon pleural sigmoïde ; l'épimérite à peine lobé Metacoxae peu transverses, non contiguës, encore proches de la forme conique primitive.

Ailes métathoraciques membraneuses présentes (espèces épigées ou troglophiles) ou absentes (espèces troglobies) selon les cas. La nervation alaire est souvent visible par transparence à travers les élytres.

Pattes pubescentes, généralement courtes, mais fines (Fig. 1B), plus allongées chez certaines espèces cavernicoles adaptées à la vie troblobie (Fig. 1C). Échancrure de toilette bien visible à l'extrémité distale des pattes prothoraciques, mais indépendante des deux éperons terminaux qui

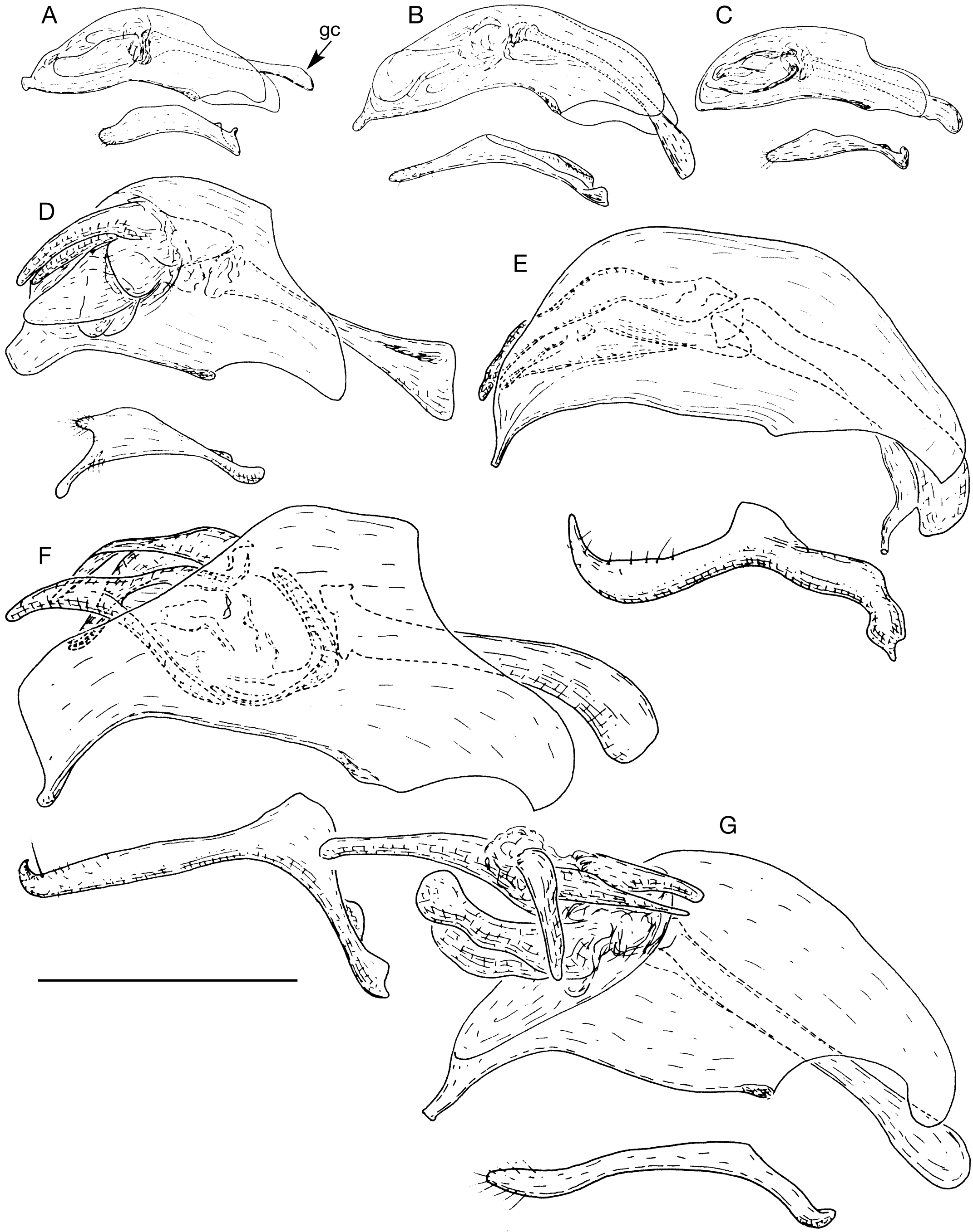


FIG. 5. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, édéages des mâles, face latérale du lobe médian et paramère gauche ; **A**, *E. japonica* Bates, 1892, paratype ; **B**, *E. hammondi* n. sp., holotype ; **C**, *E. gomyi* n. sp., holotype ; **D**, *E. lebretoni* Deuve, 1987, paratype ; **E**, *E. leclerci* (Deuve, 1986), holotype ; **F**, *E. deharvengi* (Deuve, 1986), holotype ; **G**, *E. chinensis* Bänninger, 1949, de Taiwan, « Taihorin ». Abréviation : **gc**, gonocaulis. Échelle : 0,5 mm.

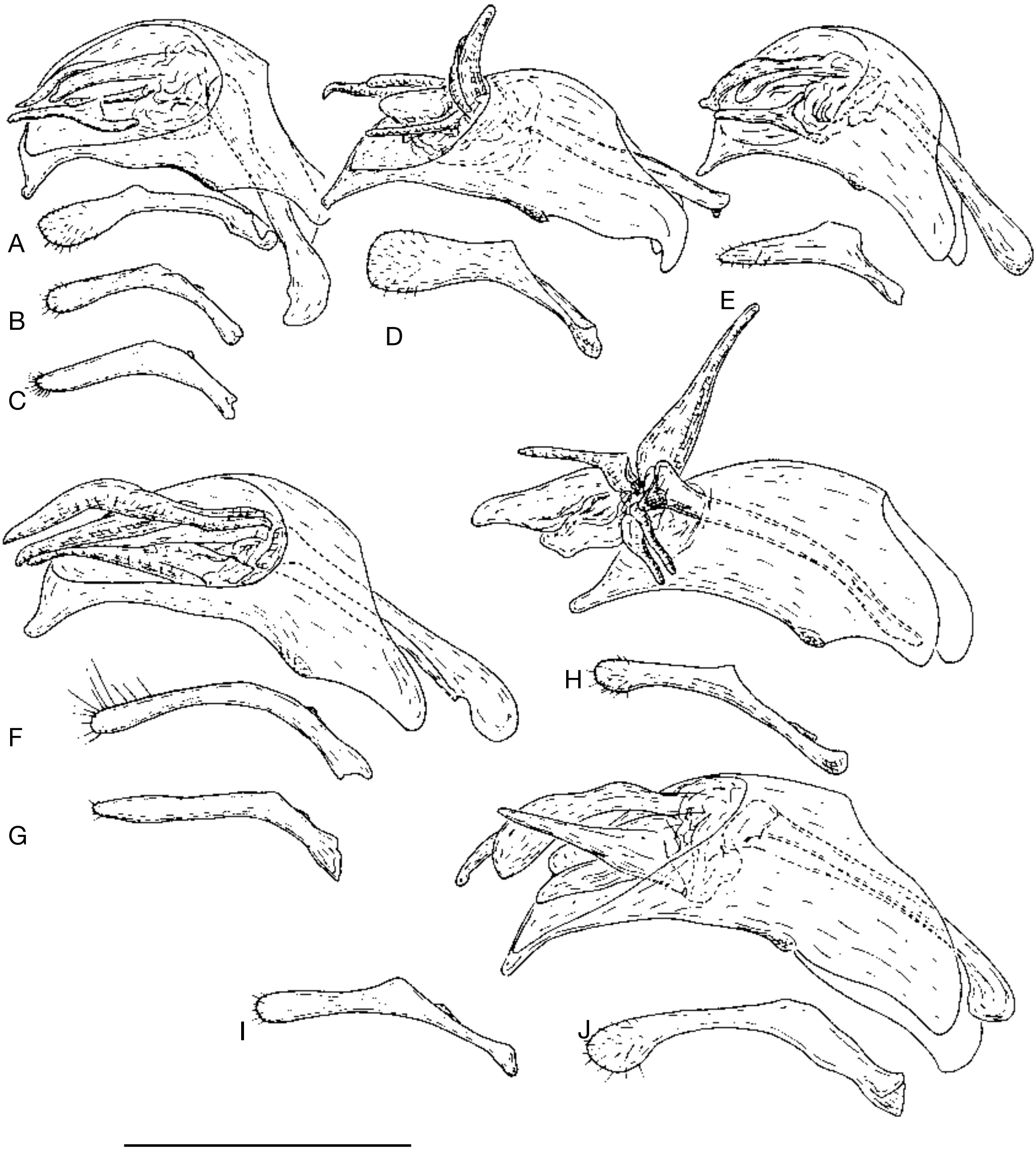


FIG. 6. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, édéages des mâles, face latérale du lobe médian et paramère gauche ; **A**, *E. matanga matanga* Andrewes, 1919, de Brunei, Bukit Sulang ; **B**, *E. matanga darlingtoni* n. ssp., paramère gauche de l'holotype ; **C**, *E. matanga negrosensis* n. ssp., paramère gauche de l'holotype ; **D**, *E. csikii csikii* Jedlicka, 1968, de Hoa-Binh ; **E**, *E. pseudomatanga pseudomatanga* n. ssp., de Sulawesi, des environs de Morowali ; **F**, *E. plagiata peguensis* n. ssp., holotype ; **G**, *E. plagiata plagiata* Schmidt-Goebel, 1846, paramère gauche du lectotype ; **H**, *E. indica* n. sp., holotype ; **I**, *E. ceylanica* n. sp., paramère gauche de l'holotype ; **J**, *E. storki* n. sp., holotype. Échelle : 0,5 mm.

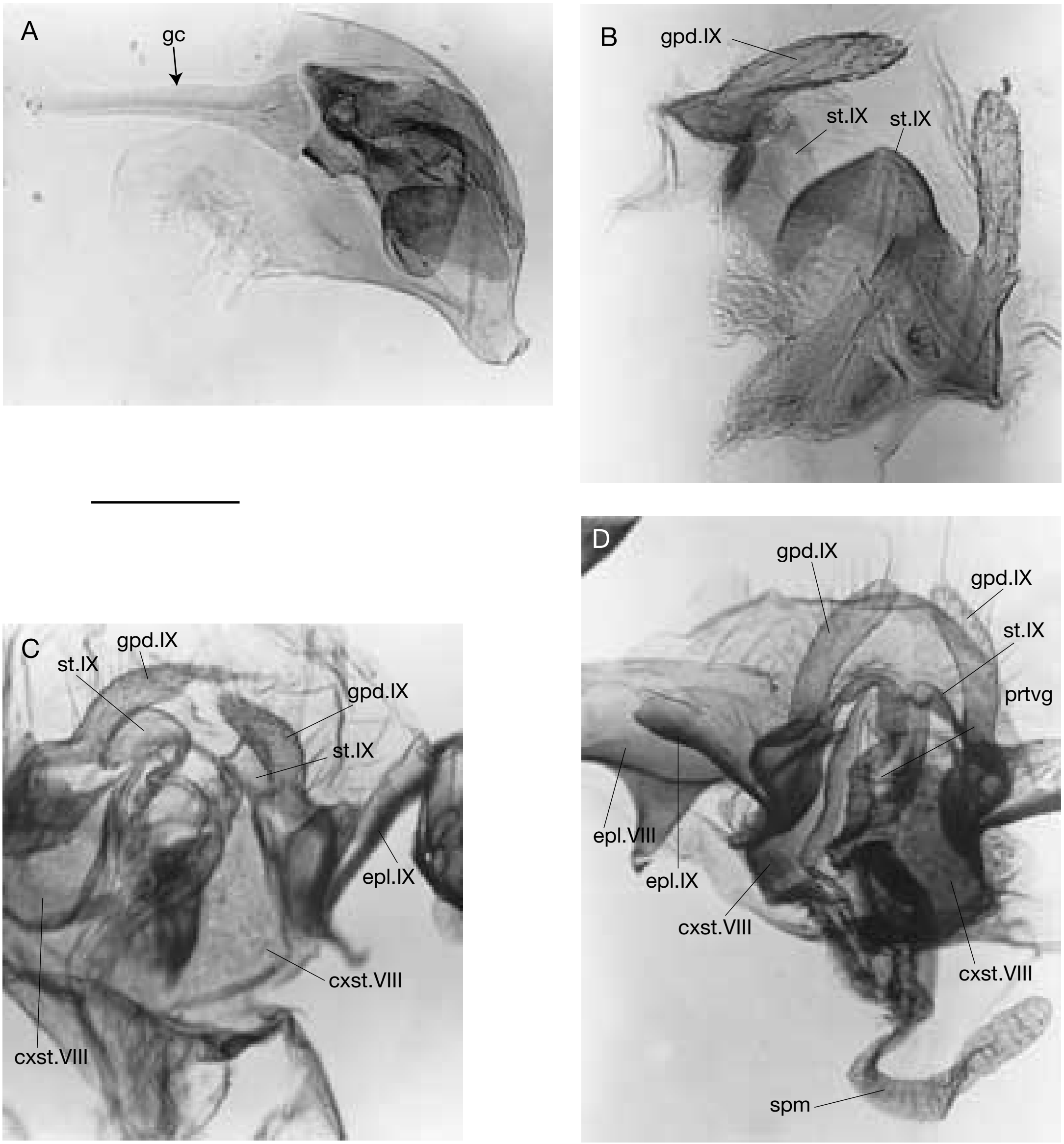


FIG. 7. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, enveloppes tégumentaires des parties ectodermiques des pièces génitales ; **A**, *E. lebretoni* Deuve, 1987, édéage, montrant la morphologie des phanères de l'endophallus. Le gonocaulis est visible ; **B**, *E. leclerci* (Deuve, 1986), segment abdominal IX de la femelle, gonopodes sétifères et pièces sternales intercoxales ; **C**, *E. lebretoni* Deuve, 1987, vue interne de la face ventrale des segments VIII et IX montrant les gonopodes, les formations sternales IX en position intergonopodiale, la plaque coxosternale VIII divisée en deux parties par la présence du protovagin membraneux, l'entonnoir périgonoporal ; **D**, mêmes formations chez *E. troglophila* Deuve, 1987 avec seulement quelques différences de forme concernant la longueur des gonopodes et les replis en bordure du protovagin. Abréviations : **gc**, gonocaulis ; **cxst.VIII**, coxosternite VIII ; **épl.VIII**, **épl.IX**, épipleurite VIII et IX ; **gpd.IX**, gonopode IX ; **prtvg**, protovagin ; **spm**, spermathèque ; **st.IX**, sternite IX. Échelle : 0,2 mm.

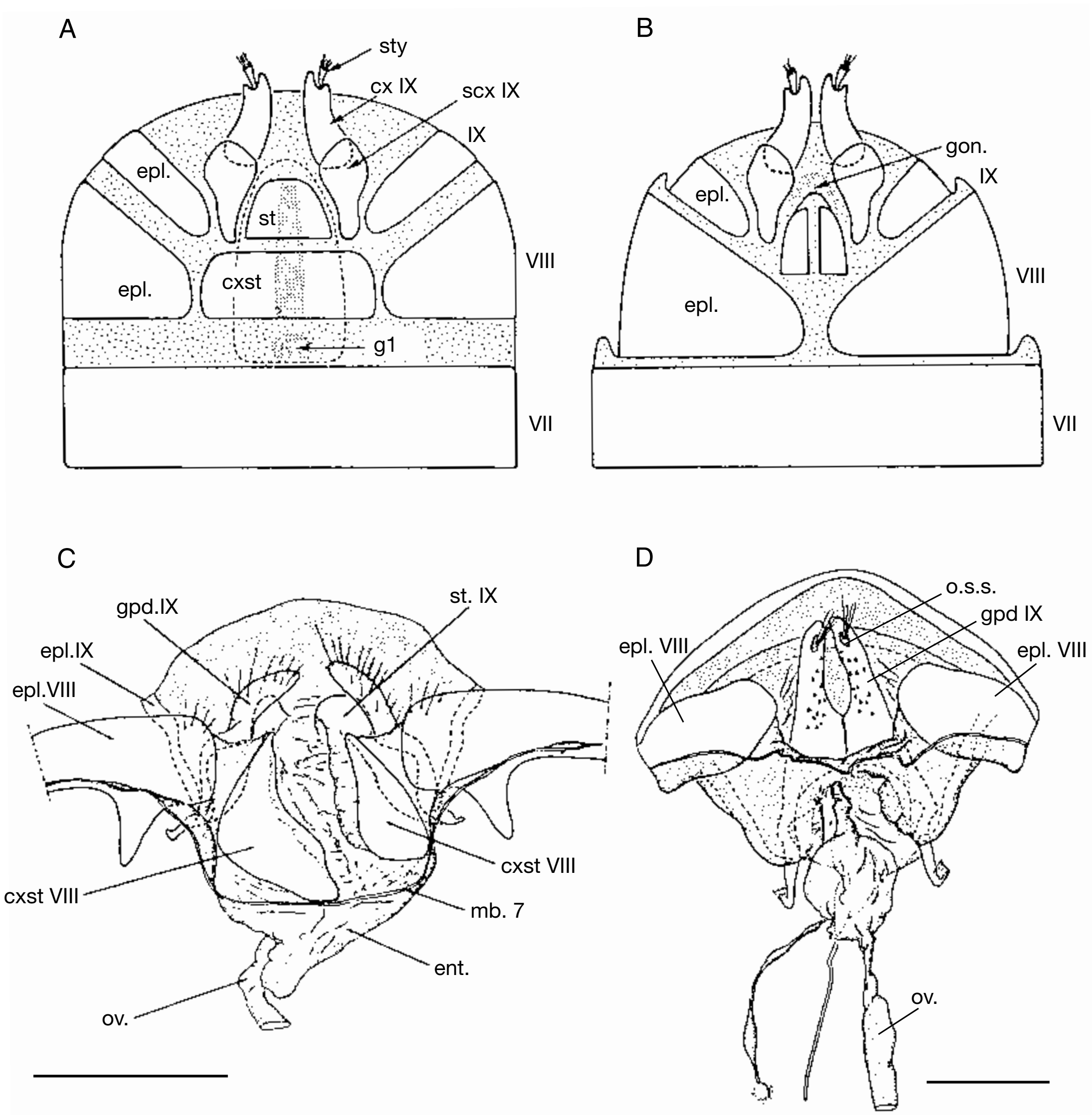


FIG. 8. — Illustrations schématiques ou graphiques des deux types fondamentaux de genitalia présents chez les insectes, orthotopique et épitopique (d'après Deuve 1988c, modifié) ; **A**, schéma du type orthotopique : le gonopore primaire est localisé juste en arrière du ventrite VII ; les pleurites VIII sont séparés l'un de l'autre par une plaque génitale coxosternale ou sternale, elle-même divisée par la formation du protovagin ; les gonopodes IX sont séparés l'un de l'autre par des sclérites sternaux. Les tirets circonscrivent la zone qui s'invaginera secondairement pour former des genitalia secondaires de type épitopique ; **B**, schéma du type épitopique : le gonopore secondaire est apparemment situé entre les gonopodes IX ; les pleurites VIII sont plus ou moins jointifs ; les formations gonopodales VIII, lorsqu'elles sont présentes, ont rejoint vers l'arrière la base des gonopodes IX ; les sternites IX ne sont plus visibles extérieurement ; **C**, *Eustra lebretoni* Deuve, 1987, vue ventrale des genitalia ectodermiques femelles orthotopiques. La disposition des pièces sclérifiées et membraneuses correspond à celle théorique de la Fig. 8A ; **D**, *Sphaerostylus punctatostriatus* Chaudoir, 1868, vue ventrale des genitalia ectodermiques femelles épitopiques. La disposition des pièces sclérifiées et membraneuses correspond à celle théorique de la Fig. 8B, mais les formations gonopodales du segment VIII ne sont pas présentes et les épipleurites VIII demeurent écartés l'un de l'autre, cependant nullement séparés par des formations sternales ou coxosternales. Abréviations : **cx**, gonocoxite ; **cxst**, coxosternite ; **ent.**, entonnoir ; **epl.**, épipleurite ; **g1**, gonopore primaire ; **gon.**, gonopore ; **gpd**, gonopode ; **mb.**, membrane ; **o.s.s.**, organe sétulé subapical ; **ov.**, oviducte ; **scx**, gonosubcoxite ; **st.**, sternite ; **sty**, gonostyle. Échelles : C, 0,2 mm ; D, 1 mm.

sont indifférenciés, courts et symétriques (Figs 2D ; 3D). Deux soies allongées et faiblement torsionnées bordent l'organe de toilette et ont une fonction d'accrochage et de maintien de l'antenne lors du lissage des antennes. Je propose de nommer **sigmochètes**, « soies sigmoïdes » (en anglais : sigmochaetae, *sigmoid setae, « clip setae »* Ball & McCleve 1990), ces soies (Figs 2D ; 3D, flèches) dont des analogues – ou des homologues – se retrouvent dans d'autres familles de Caraboidea y compris celles qui montrent un déplacement et une différenciation de l'éperon externe (Anisochaeta) pour participer à cette même fonction de maintien de l'antenne.

Abdomen avec les ventrites plus ou moins pubescents, les III et IV fusionnés, la ligne de suture visible seulement sur les côtés ou bien totalement effacée (Fig. 4A). Triangle intercoxal du ventrite II réduit. Ventrite VII assez peu différencié, modérément dilaté en arrière, à peine plus long ou de même longueur que les ventrites précédents. Tergite VII indifférencié. La face dorsale de l'abdomen est de type nebridien (Deuve 1988b) : le tergite VIII est développé en « pygidium », c'est-à-dire en clapet recouvrant l'abdomen postgénital, qui est télescopé. Pleurites VIII petits, non jointifs (Deuve 1987b) (Fig. 4B). Tergite IX assez développé relativement à la plupart des Paussidae. Chambres d'explosion en position latéro-dorsale. Pas de tergite X visible.

Genitalia mâles caractéristiques des coléoptères Paussidae, c'est-à-dire avec une « tige interne » (« *internal rod* », Darlington 1950), pour lequel je propose le nom de *gonocaulis* (Figs 5A, 7A). De nombreux phanères scléritiformes sur l'endophallus, souvent en forme de dents multiples, pouvant « s'ouvrir en fleur de Lotus » lorsque l'endophallus s'éverse (Fig. 6H). La base du lobe médian n'est pas fermée en coque mais au contraire ouverte, bordée latéralement par les deux expansions basales qui sont symétriques. Paramères dissemblables, le droit (= « gauche » *sensu* Jeannel) conchoïde, le gauche plus réduit, de forme variable : en baguette courte (Fig. 5C) ou allongée (Fig. 5G), à sommet aminci (Fig. 5B) ou élargi (Fig. 6J), falciforme (Fig. 5E) ou plurilobé (Fig. 5D), etc.

Genitalia femelles remarquables par leur orthotopie (Fig. 8C). Le gonopore est toujours situé juste en arrière du ventrite VII, au fond d'un entonnoir membraneux, les épipleurites VIII sont réduits, écartés l'un de l'autre par une grande plaque coxosternale elle-même scindée par la poche protovaginale, les gonopodes IX, toujours monomères (le gonocoxite est fusionné au gonosubcoxite) sont séparés l'un de l'autre par des formations sternales (à l'exception de *Eustra crucifera*). Sauf chez quelques espèces cavernicoles de Thaïlande, le gonostyle est visible à l'extrémité apicale du gonopode, portant alors une longue soie trichoïde (Figs 9A ; 10B). La spermathèque membraneuse (Fig. 11), de taille variable mais toujours vermiforme, avec parfois des replis annelés, débouche directement dans le protovagin. Il n'y a ni glande annexe ni glande accessoire, mais des formations glandulaires diffuses ont été décrites sur le protovagin (Deuve 1993 : 72).

Caractères sexuels secondaires très discrets. Les protarses des mâles sont faiblement épaissis seulement chez certaines espèces. Les ventrites VII et tergites VIII un peu plus allongés chez la femelle (Fig. 4C-F), les ventrites VII avec généralement des soies marginales caractéristiques chez le mâle (Fig. 4C).

Remarques

J'ai créé le genre *Ozaenaphaenops* Deuve, 1986, pour les espèces *O. lecerci* Deuve, 1986 (espèce-type), et *O. deharvengi* Deuve, 1986, cavernicoles dans le nord de la Thaïlande, parce qu'elles montraient des caractères ultra-spécialisés d'évolution « aphaenopsienne ». Ces spécialisations sont certes spectaculaires (Fig. 1C), mais ces espèces aveugles ne représentent qu'un rameau distal parmi d'autres dans la diversification du genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846. De plus, Il existe des espèces aux caractères troglobiomorphes intermédiaires, comme *Eustra caeca* Uéno, 1981, *E. honchongensis* Deuve, 1996, ou *E. lao* Deuve, 2000. Dans ces conditions, il me paraît préférable de tout réunir dans le genre unique *Eustra* et d'en tenir *Ozaenaphaenops* pour un synonyme subjectif. Seule une étude phylogénétique solide permettra dans l'avenir de décomposer le genre

Eustra en plusieurs taxons supraspécifiques si on le souhaite.
Ainsi défini, le genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, est assurément holophylétique : les traits néoténiques qui caractérisent toutes les espèces – du moins chez les femelles – représentent en soi une synapomorphie très marquée.
Il est possible, mais pas certain, que le genre « voisin » *Dhanya* Andrewes, 1919, également endémique du Sud-Est asiatique, représente son groupe-frère. En effet, ce second genre est bien, lui aussi, holophylétique (présence de profondes fossettes propleurales), mais l'ensemble *Eustra* + *Dhanya* (= Eustrini Jeannel, 1946) n'est vraiment bien caractérisé que par la forme rétrécie en pointe du dernier article des palpes buccaux. Rien ne permet d'affirmer que ce dernier état de caractère soit apomorphe, bien au contraire.

Clé d'identification du genre *Eustra Schmidt-Goebel, 1846*

1. Espèces ailées, les yeux développés et pigmentés 2

— Espèces aptères et aveugles (anophtalmes ou microphtalmes) 20

2. Espèce de grande taille (6,3 mm), les côtés du pronotum régulièrement arrondis en avant jusqu'à l'angle antérieur, qui est aigu mais non acuminé .... *bryanti*

— Espèces plus petites, n'excédant pas 4 mm. Côtés du pronotum plus ou moins sinués en avant, l'angle antérieur acuminé 3

3. Élytres testacé clair, de même teinte que la tête et le pronotum 4

— Élytres maculés, ou plus sombres que le pronotum, ou bien avec une zone assombrie plus ou moins bien délimitée. Parfois les élytres clairs et sans macule, mais dans ce cas la tête nettement plus sombre que le pronotum 9

4. Yeux assez développés, plus longs que les tempes. Angles basaux du pronotum obtus et émoussés .... *gomyi* n. sp.

— Yeux plus petits ou de même longueur que les tempes. Angles basaux du pronotum variables, mais si obtus, alors les yeux très réduits 5

5. Bords latéraux du pronotum réguliers et lisses 6

— Bords latéraux du pronotum irréguliers, marqués par de petites protubérances sétigères qui leur donnent un aspect faiblement denticulé 7

6. Espèce plus grande (4,0 mm), relativement allongée, chaque élytre plus de deux fois plus long que large. Angles basaux du pronotum subdroits et vifs.... *andrewesiana* n. sp.

— Espèce plus petite (2,8-3,0 mm) et plus large, chaque élytre moins de deux fois plus long que large. Angles basaux assez peu saillants, petits, faiblement obtus ou subdroits .... *pseudomatanga pseudomatanga* n. ssp.

7. Yeux réduits, peu ou pas saillants. Marges latérales du pronotum largement explanées à l'extérieur des gouttières, les côtés fortement sinués avant les angles postérieurs qui sont saillants et vifs .... *pseudomatanga cavernicola* n. ssp.

— Yeux bien saillants. Marges latérales du pronotum modérément relevées à l'extérieur des gouttières, les côtés assez longuement et médiocrement sinués avant les angles postérieurs qui sont subdroits 8

8. Plus grand (3,8 mm), proportionnellement plus large, le coloris d'un jaune assez sombre .... *lebretoni*

— Plus petit (3,4 mm), plus gracile, le coloris d'un jaune très pâle .... *troglophila*

9. Élytres concolores, clairs ou sombres ; la tête toujours plus sombre que le pronotum 10

— Élytres avec des macules ou des zones assombries plus ou moins bien délimitées. La tête selon les cas claire ou assombrie 11

10. Élytres assez clairs .... *taiwanica* n. sp.

— Élytres sombres .... *csikii*

11. Élytres avec deux macules sombres distinctes, basale et préapicale, assez bien circonscrites .... *crucifera*

— Élytres avec une seule zone assombrie, parfois mal délimitée ou peu visible 12

12. Espèce de grande taille (*c.* 4 mm), aux élytres amples .... *chinensis*

— Espèces plus petites 13

13. Surface de l'élytre ruguleuse .... *japonica*

— Élytres lisses 14

14. Élytres mats. Bordures latérales du pronotum régulières 15

— Élytres bien luisants. Bordures latérales du pronotum irrégulières, d'aspect un peu denticulé (sauf *plagiata peguensis* n. ssp.), chaque soie insérée sur une petite protubérance 17

15. Tête sombre .... *ceylanica* n. sp.

— Tête claire 16

16. Angles basaux du pronotum subdroits. Macule sombre occupant le milieu de l'élytre .... *indica*

— Angles basaux obtus et émoussés. Macule située en arrière du milieu de l'élytre .... *storki* n. sp.

17. Élytres d'un jaune assez clair 18

— Élytres d'un jaune sombre ou brunâtre 19

18. Paramère gauche comme Fig. 6B .... *matanga darlingtoni* n. ssp.

— Paramère gauche comme Fig. 5B .... *hammondi* n. sp.

19. Paramère gauche comme Fig. 6A, C .... *matanga*

— Paramère gauche comme Fig. 6F, G .... *plagiata*

20. Espèce anophtalme au faciès aphaenopsien. Pattes fines et très allongées, les antennes longues, dépassant en arrière de 4,5 articles la base du pronotum. Long. 4,0 mm .... *leclerci*

— Espèces microphtalmes, de forme plus trapue. Pattes peu allongées. Antennes moyennes, dépassant en arrière d'environ 1 article la base du pronotum 21

21. Angles basaux du pronotum obtus, la base saillante 22

— Angles basaux droits ou subdroits, assez vifs, la base rectiligne, nullement saillante 23

22. Yeux réduits, mais de même taille que la base du scape antennaire. Long. 3,0 mm .. .. *honchongensis*

— Yeux très réduits, minuscules, bien plus petits que la base du scape et situés tout contre l'insertion antennaire. Long. 4,5 mm .... *lao*

23. Articles moyens des antennes courts, globuleux, non ou à peine plus longs que larges. Pronotum très cordiforme, fortement rétréci en arrière, les côtés brusquement sinués, la base deux fois plus courte que la marge antérieure. Long. 3,4 mm .... *caeca*

— Articles moyens des antennes allongés, environs deux fois plus longs que larges. Pronotum cordiforme mais sans excès, modérément rétréci en arrière, les côtés toutefois nettement sinués, la base mesurant environ les deux-tiers de la marge antérieure. Long. 3,8 mm .... *deharvengi*

Eustra bryanti Andrewes, 1919

Eustra bryanti Andrewes, 1919 : 299, 300. — Bänninger 1927 : 206.

TYPE. — Holotype : 1 ex. (sexe non étudié), Bornéo, Sarawak occidental, Mont Matang, coll. G. E. Bryant, 31.I.1914 (BMNH).

DISTRIBUTION. — **Bornéo, Sarawak.** Mont Matang. Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Espèce de très grande taille pour le genre (6,3 mm), large, robuste, bien reconnaissable aussi à son coloris brun rougeâtre. Tête rétrécie en arrière, le « cou » délimité, les yeux petits mais saillants, nettement plus convexes que les tempes, les antennes épaissies vers l'apex. Pronotum très transverse (rapport largeur/Longueur : lp/Lp = 1,95) car le bord antérieur profondément échancré, les angles antérieurs modérément aigus, les côtés assez largement arrondis en avant, sinués en arrière avant les angles basaux qui sont subdroits, un peu aigus, vifs. Élytres courts, les épaules larges.

Eustra japonica Bates, 1892

Eustra plagiata Schmidt-Goebel – Bates 1873 : 237.

Eustra plagiata var. *japonica* Bates, 1892 : 270.

Eustra batesi Lewis, 1896 : 330.

Eustra japonica Bates – Andrewes 1919 : 299. — Uéno 1985 : 4.

TYPES. — L'espèce *E. japonica* Bates, 1892, étant faiblement variable et ayant donné lieu à la création de deux taxons du groupe-espèce que je considère comme synonymes, il est souhaitable de désigner des lectotypes pour mieux fixer la nomenclature et éviter toute équivoque.
Lectotype de *japonica* Bates (présente désignation) : 1 ♂, Japon, « Lectotype [étiquette rouge] / *Nagasaki* [étiquette blanche écrite de la main de H. W. Bates] / Ex Musaeo H. W. Bates, 1892 [étiquette blanche imprimée de R. Oberthür] / Muséum Paris, coll. H. W. Bates, 1952 [étiquette blanche] / *Eustra japonica Bates, Lectotype*, Th. Deuve dés. *1996* [étiquette blanche] » (MNHN).
Lectotype de *batesi* Lewis (présente désignation) : 1 ♀, Japon, « Nagasaki, 13. II. -21. IV.1981 / Japan, G. Lewis. 1910-320 / *Eustra Batesi Lewis, Type* / Lectotype [étiquette rouge imprimée] / *Eustra batesi Lewis, Lectotype*, Th. Deuve des. *1998* [étiquette blanche] » (BMNH).

DISTRIBUTION. — **Japon, Honshu.** Yokohama, G. Lewis (MNHN). — Osaka, Kibune, A. Nobuchi, 9.III.1951 (MNHN, coll. J. Nègre). — Osaka, Mont Iwawaki, Y. Shibata, 19.V.1957 (NIAS). — Osaka, Nose-Hattani, 250 mètres, M. Gotô, 4.IX.1949 (ETH). — Okayama, Kurashiki, Kamogatsuji, T. Aono, 10.X.1975 (NIAS).
Japon, Kyushu. Nagasaki, G. Lewis, 13.XI.1880-21. IV.1881 (BMNH, MCZC).
Japon, Ryu-Kyu. Île Iriomote, Kanpira, H. Irie, 1.V.1974 (NSMNH).

DIAGNOSE

Longueur : 3,2-3,7 mm. Coloris jaune testacé, la tête à peine plus foncée, les élytres avec une tache discale de rembrunissement localisée sur la moitié postérieure. Yeux plus convexes que les tempes. Pronotum 1,6 à 1,7 fois plus large que long, les angles antérieurs bien acuminés, les côtés denticulés, faiblement sinués avant les angles basaux qui sont subdroits ou un peu obtus, mais vifs. Édéage (Fig. 5A) petit et étroit, allongé, la lame apicale non incurvée, l'apex brusquement rétréci et infléchi. Endophallus sans sclérites dentiformes, mais une pièce copulatrice arrondie. Paramère gauche en tigette étroite et régulière, l'apex assez large, émoussé. Genitalia femelles orthotopiques, les coxostyles fusiformes, assez allongés, avec un gonostyle terminal porteur d'une longue soie apicale (Fig. 9A) ; la spermathèque membraneuse, large et plissée, annelée (Fig. 11A).

Eustra hammondi n. sp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Philippines, Île de Mindanao, Province de Davao, versant oriental du Mont McKinley, 3300 pieds, H. Hoogstraal, 1.X.1946 (MCZC).

ÉTYMOLOGIE. — Cette espèce est très cordialement dédiée à Mr Peter Hammond, du Muséum d'Histoire naturelle de Londres.

DISTRIBUTION. — **Philippines, Mindanao.** Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Petite espèce (long. 3,0 mm), morphologiquement proche de *E. japonica*, mais le pronotum plus allongé (lp/Lp = 1,50). Coloris entièrement testacé jaune, le disque élytral avec toutefois une faible aire rembrunie dans la moitié apicale, mais peu distincte. Yeux plus convexes que les tempes. Côtés du pronotum très peu mais régulièrement denticulés, à peine sinués avant les angles basaux qui sont subdroits ou obtus, mais vifs. Édéage (Fig. 5B) petit, de forme allongée mais un peu incurvé, l'apex court et étroit, lobulaire. Pas de sclérites dentiformes dans l'endophallus, mais une pièce copulatrice en forme de cuilleron, son extrémité arrondie. Paramère gauche court, l'apex un peu sinueux. Femelle inconnue.

Eustra gomyi n. sp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Vietnam septentrional, Hoa-Binh, A. de Cooman (MNHN).

ÉTYMOLOGIE. — Espèce amicalement dédiée à M. Yves Gomy, spécialiste bien connu des coléoptères Histeridae et auteur d'un article (Gomy 1987) sur la vie du Père A. de Cooman, récolteur au Tonkin de *Eustra gomyi* n. sp.

DISTRIBUTION. — **Vietnam septentrional.** Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Long. 3,0 mm. Morphologiquement proche de *E. hammondi* n. sp., mais les yeux un peu plus grands, saillants, nettement plus développés et plus convexes que les tempes. Coloris testacé jaune, une tache de rembrunissement à peine distincte sur le disque élytral. Pronotum étroit (lp/Lp = 1,38), les côtés finement mais régulièrement denticulés, un peu sinués avant les angles

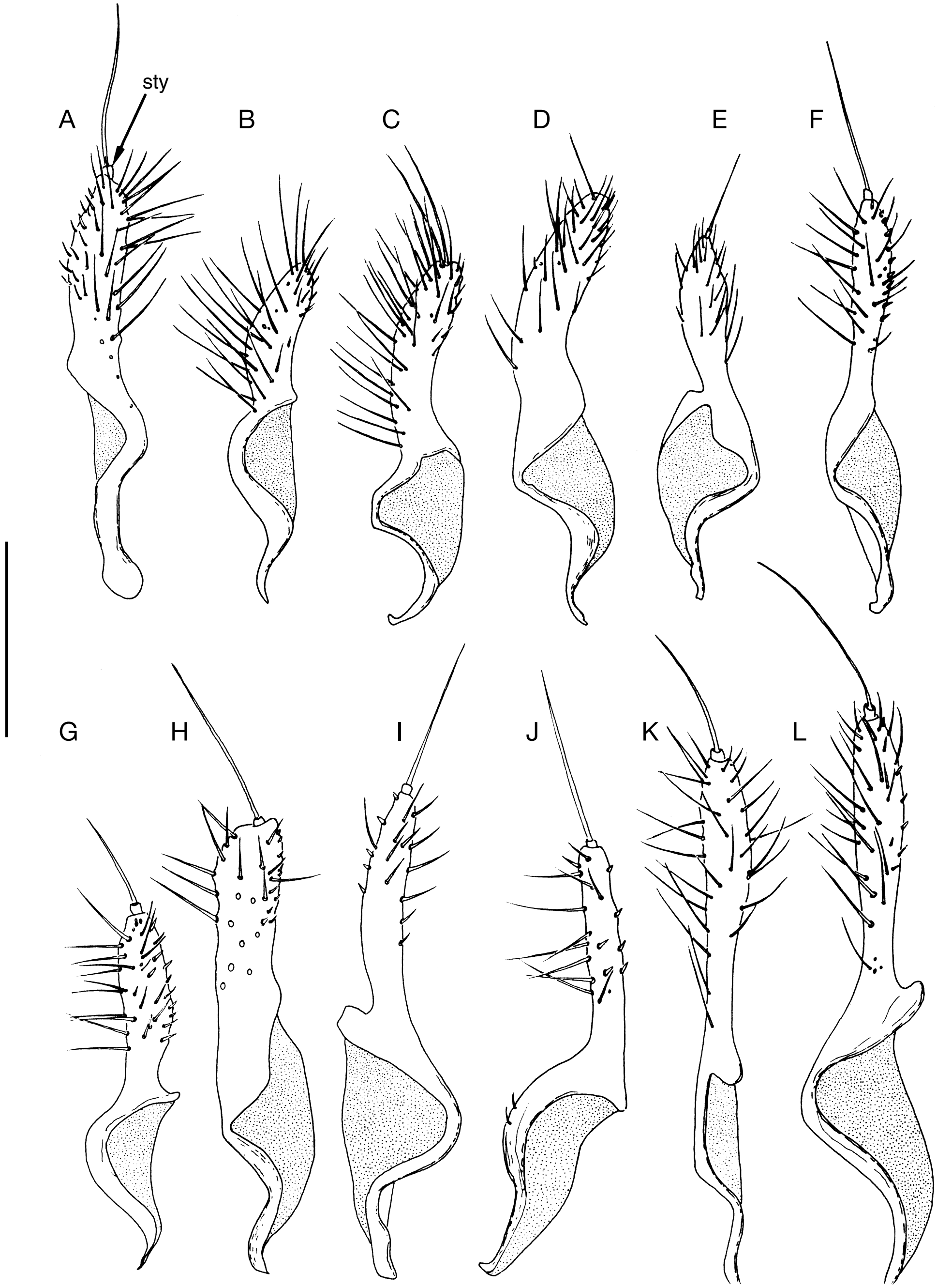


FIG. 9. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846. Coxostyles (gonopodes IX) des femelles. Noter la présence du gonostyle (**sty**), à l'exception de B-D, qui correspondent à des espèces cavernicoles du nord de la Thaïlande ; **A**, *E. japonica* Bates, 1892 ; **B**, *E. lebretoni* Deuve, 1987 ; **C**, *E. troglophila* Deuve, 1987 ; **D**, *E. leclerci* (Deuve, 1986) ; **E**, *E. honchongensis* Deuve, 1996 ; **F**, *E. matanga matanga* Andrewes, 1919 ; **G**, *E. taiwanica* n. sp ; **H**, *E. chinensis* Bänninger, 1949 ; **I**, *E. plagiata peguensis* n. subsp ; **J**, *E. crucifera* Uéno, 1964 ; **K**, *E. storki* n. sp ; **L**, *E. andrewesiana* n. sp. Échelle : 0,2 mm.

basaux qui sont obtus mais vifs. Édéage (Fig. 5C) très caractéristique, petit, court, l'apex large. Pas de sclérites dentiformes dans l'endophallus, mais une structure ogivale modérément sclérifiée. Paramère gauche court, fusiforme, l'apex émoussé. Femelle inconnue.

Eustra lebretoni Deuve, 1987

Eustra lebretoni Deuve, 1987a : 238 ; 1988d : 18 ; 1993 : 70, 71. — Casale *et al.* 1998 : 1056.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Thaïlande, environs de Chiang Dao, grotte de Tham Tab Tao, L. Deharveng, 11. VII.1985, (MNHN) ; paratypes 1 ♂, 1 ♀, même provenance (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Thaïlande septentrionale.** Grotte de Tham Tab Tao, seule est connue la série typique.

DIAGNOSE

Espèce assez grande et robuste (long. 3,8 mm), les antennes et les pattes un peu allongées, fines. Coloris d'un jaune testacé assez sombre, la tête à peine plus foncée, les élytres sans rembrunissement. Yeux bien développés, nettement plus convexes que les tempes. Pronotum nettement transverse (lp/Lp = 1,55), les gouttières latérales creusées, les côtés denticulés, sinués avant les angles basaux qui sont subdroits, petits mais vifs. Édéage (Figs 5D ; 7A) court mais large, le sommet rétréci en lobe à peine redressé. Endophallus avec à l'apex seulement deux sclérites dentiformes et un troisième beaucoup plus large, subtriangulaire. Paramère gauche très particulier, son extrémité bilobée. Genitalia femelles orthotopiques (Fig. 7C), le gonopode fusiforme mais court, sans gonostyle distinct à son extrémité apicale (Fig. 9B) ; la spermathèque tubulaire, membraneuse, sans replis visibles, recourbée eu U (Fig. 11B).

Eustra troglophila Deuve, 1987

Eustra troglophila Deuve, 1987a : 239 ; 1988d : 18 ; 1993 : 70, 72. — Casale *et al.* 1998 : 1056.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Thaïlande, District de Mae Hong Son, rivière souterraine de Tham Nam Hu Ph. Leclerc, 28. VI.1986 (MNHN) ; paratypes 6 ♂ ♂, 2 ♀ ♀, même provenance (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Thaïlande septentrionale.** Rivière souterraine de Tham Nam Hu. Seule est connue la série typique.

DIAGNOSE

Comme *E. lebretoni*, mais nettement plus petit (long. 3,4 mm) et plus étroit, le coloris jaune testacé très pâle, la tête à peine foncée, les yeux plus réduits, toutefois plus convexes que les tempes, le pronotum moins transverse (lp/Lp = 1,45), les côtés denticulés, sinués en arrière, les angles basaux subdroits et vifs. Édéage comme *E. lebretoni*. Genitalia femelles orthotopiques (Fig. 7D), proches de ceux de *E. lebretoni*, mais les gonopodes plus allongés, également sans trace de gonostyle, mais avec deux plus longues soies apicales (Fig. 9C) ; l'ouverture du protovagin entourée de replis différents (comparer Fig. 7C et D).

Eustra leclerci (Deuve, 1986) n. comb. (Fig. 1C)

Ozaenaphaenops leclerci Deuve, 1986 : 161 ; 1987a : 241 ; 1987b : 391 ; 1988d : 18, 19 ; 1993 : 68, 69. — Casale *et al.* 1998 : 1054, 1056, 1057.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Thaïlande, District de Chiang Rai, quelques kilomètres au sud de Mae Sai, grotte de Tham Ku Kan, Ph. Leclerc, 24.VI.1986 (MNHN) ; paratype 1 ♀, même provenance (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Thaïlande septentrionale.** Chiang Rai, Mae Sai, grotte de Tham Ku Kan. Seuls deux exemplaires sont connus.

DIAGNOSE

Long. 4,0 mm. Coloris entièrement jaune clair testacé. Espèce anophtalme remarquablement différenciée, « aphaenopsienne » : la tête grosse et un peu dilatée en longueur, les antennes et les pattes très longues et fines, le pronotum petit, peu transverse (lp/Lp = 1,20), les élytres allongés, aux épaules très étroites, quasi effacées. Ailes métathoraciques absentes. Yeux totalement absents, les tempes indistinctes, les antennes filiformes, dépassant en arrière de près de cinq articles la base du pronotum et atteignant le milieu des élytres. Pronotum au disque peu convexe, les angles anté-

rieurs modérément saillants et à peine aigus, les côtés lisses, nullement denticulés, très faiblement sinués avant les angles basaux qui sont subdroits mais émoussés. Élytres longs, bien rétrécis en avant. Édéage (Fig. 5E) assez épais, la lame apicale incurvée, l'apex très fin, l'endophallus avec des sclérites dentiformes. Paramère gauche falciforme, l'extrémité apicale en pointe acuminée. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes fusiformes, assez robustes et faiblement incurvés (Fig. 9D).

Eustra deharvengi (Deuve, 1986) n. comb.

Ozaenaphaenops deharvengi Deuve, 1986 : 161 ; 1987a : 241 ; 1987b : 393 ; 1988d : 18, 19 ; 1993 : 68. — Casale *et al.* 1998 : 1054, 1056.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Thaïlande, Province de Mae Hong Son, rivière souterraine de Tham Pha Mon Ph. Leclerc, 29. VI.1986 (MNHN) ; paratype 1 ♂, même provenance (MHNG).

DISTRIBUTION. — **Thaïlande septentrionale.** Mae Hong Son, rivière souterraine de Tham Pha Mon. Trois mâles topotypiques sont connus, B. Lebreton, Ph. Leclerc, F. Stone leg. (BMH, MHNG, MNHN).

DIAGNOSE

Long. 3,8 mm. Coloris entièrement jaune clair testacé. Espèce cavernicole microphtalme à tête un peu hypertrophiée, les pattes et les antennes plus longues que la normale, les élytres allongés. Yeux vestigiaux, non pigmentés. Dernier article des palpes étroit, allongé. Pronotum 1,30 fois plus large que long, bien rétréci en arrière, les angles antérieurs saillants mais émoussés, les côtés lisses, nullement denticulés, redressés puis parallèles avant les angles basaux qui sont subdroits. Épaules assez étroites. Ailes métathoraciques absentes. Édéage (Fig. 5F) court, l'apex infléchi, l'endophallus avec des sclérites dentiformes. Paramère gauche long et étroit, petitement recourbé en crochet juste à l'apex. Femelle inconnue.

Eustra caeca Uéno, 1981

Eustra caeca Uéno, 1981 : 621.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Thaïlande, Changwat Chiang Mai, Mont Doi Suthep, env. 1300 mètres S. Uéno, 8.IX.1967 (NSMNH).

DISTRIBUTION. — **Thaïlande septentrionale.** Mont Doi Suthep. Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Long. 3,2 mm. Coloris entièrement jaune clair testacé. Espèce gracile, un peu allongée, la tête assez grosse, remarquable à sa microphtalmie, à son pronotum très rétréci en arrière, à ses élytres aux épaules étroites et à l'absence d'ailes membraneuses métathoraciques. Les pattes et les antennes sont à peine plus allongées que la normale. Yeux vestigiaux, non pigmentés. Front et vertex très convexes. Pronotum 1,65 fois plus large que long, non rétréci en avant, les angles antérieurs aigus et saillants, les côtés lisses, nullement denticulés, très fortement sinués en arrière, puis parallèles avant les angles basaux qui sont droits et vifs. Disque convexe. Élytres un peu allongés, les épaules faiblement marquées. Édéage non étudié (immature). Femelle inconnue.

Eustra honchongensis Deuve, 1996

Eustra honchongensis Deuve, 1996 : 25. — Casale *et al.* 1998 : 1056, 1057.

TYPE. — Holotype 1 ♀, Vietnam méridional, Province de Kien Giang, grotte-hôpital de Mo So, A. Bedos, L. Deharveng, Dung, Le Cong Kiet, 19.XII.1994 (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Vietnam méridional.** Ba Hon, grotte de Mo So. Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Coloris entièrement jaune clair testacé. Espèce cavernicole de petite taille (long. 2,8 mm), gracile, microphtalme, le pronotum aux angles antérieurs aigus mais peu saillants, les angles basaux petits et obtus. Yeux vestigiaux, non pigmentés. Pattes et antennes à peine plus allongées que la normale. Pronotum modérément transverse (lp/Lp = 1,38), les gouttières latérales peu marquées, les côtés lisses, nullement denticulés, un peu sinués juste avant les angles basaux. Élytres un peu allongés. Ailes métathoraciques absentes. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes petits, fusiformes, avec un très fin gonostyle sétigère (Fig. 9E) ; la spermathèque en tubule membraneux simple (Fig. 11C). Mâle inconnu.

Eustra lao Deuve, 2000

Eustra lao Deuve, 2000 : 41.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Laos, entre Vientiane et Louang Prabang, environs de Vang Vieng, grotte de Tham Palusi, Louis Deharveng, 22.XII.1999 (MNHN) ; paratype 1 ♀, environs de Vang Vieng, grotte de Thame None, A. Bedos et L. Deharveng, 1.I.2000 (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Laos.** Environs de Vang Vieng. Seuls sont connus les deux exemplaires de la série typique.

DIAGNOSE

Coloris entièrement jaune clair testacé. Espèce cavernicole de taille moyenne (long. 4,5 mm), aux yeux minuscules et non pigmentés, cependant saillants et situés contre l'insertion antennaire, le pronotum aux angles antérieurs émoussés, les angles basaux obtus, la base faiblement saillante. Pattes et antennes assez longues, le dernier article des antennes aussi long que les trois précédents réunis. Pronotum modérément transverse (lp/Lp = 1,38), les gouttières latérales peu marquées, assez larges, les côtés lisses, nullement denticulés, un peu sinués juste avant les angles basaux. Élytres un peu allongés, les épaules étroites, peu marquées. Ailes métathoraciques absentes. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes à extrémité tronquée, avec un très fin gonostyle sétigère.

Eustra crucifera Uéno, 1964

Eustra crucifera Uéno, 1964 : 250 ; 1985 : 5.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Japon, Archipel Ryu-Kyu, Île Amami-Oshima, Ikari, T. Shibata, 6.V.1960 (NSMNH).

DISTRIBUTION. — **Japon, Ryu-Kyu.** Île Amami-Oshima, Ikari, T. Shibata, 6.V.1960 (NSMNH). — Île Amami-Oshima, Hatsuno, K. Yamada, 7. VIII.1961 (coll. T. Shibata). — Île Amami-Oshima, Tsunaku, K. Takahashi, 24. IV.1963 (BMNH). — Île Iriomote-jima, Mont Goza-dake, Loochoo, K. Mizusawa, 24.VI.1965 (BMNH). — Île Okinawa, Yona, M. Sato, 25-27.V.1974 (BMNH).

DIAGNOSE

Longueur : 3,2-3,5 mm. Coloris testacé jaune, mais la tête fortement rembrunie et les élytres avec chacune deux grandes taches de rembrunissement bien séparées : l'une dans la moitié basale, l'autre dans la moitié apicale. Les soies discales, formant une fine pubescence, bien alignées le long des interstries. Yeux plus convexes que les tempes. Pronotum transverse (lp/Lp = 1,58), aux côtés non ou à peine denticulés, nettement sinués en arrière avant les angles basaux qui sont droits et vifs. Épaules bien marquées, un peu anguleuses. Édéage avec l'apex effilé et aigu, l'endophallus avec plusieurs sclérites dentiformes (Uéno 1964). Paramère gauche à extrémité assez courte, un peu élargie et terminée en lobe faiblement pubescent. Genitalia femelles remarquables pour le genre *Eustra* puisque les deux coxostyles sont accolés l'un à l'autre et non pas séparés par des sclérites sternaux. Plaque génitale (coxosternites VIII) cependant située entre les pleurites VIII. Gonopodes en baguettes longues et étroites, avec un petit gonostyle terminal (Fig. 9J).

Eustra chinensis Bänninger, 1949 (Fig. 1B)

Eustra chinensis Bänninger, 1949 : 134.

TYPE. — Holotype 1 ♀, Chine, environs de Shanghaï, *ex* coll. Scheerpeltz, *ex* coll. Liebke (ETH).

DISTRIBUTION. — **Chine, Shanghai.** « Environs de Shanghai » (ETH).
Chine, Taiwan. « Taihorin » H. Sauter, 1911 (IRSNB).
Japon, Ryu-Kyu. Île Ishigaki, Hirakubo, H. Irie, 25.VI.1977 (NSMNH).

DIAGNOSE

Espèce remarquable à sa grande taille (environ 4 mm), avec le pronotum (lp/Lp = 1,75) et les élytres amples, les marges latérales un peu explanées. Coloris jaune testacé, la capsule céphalique à peine plus colorée, les élytres concolores ou avec chacun une tache discale de rembrunissement située dans la moitié apicale. Édéage (Fig. 5G), l'endophallus avec de nombreux sclérites dentiformes, l'un plus large à extrémité lobulaire, le paramère gauche long et fin, sinueux vers le sommet, l'apex faiblement pubescent. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes assez larges, subrectangulaires, avec un petit gonostyle terminal (Fig. 9H) ; la spermathèque de grande taille, membraneuse mais non distinctement

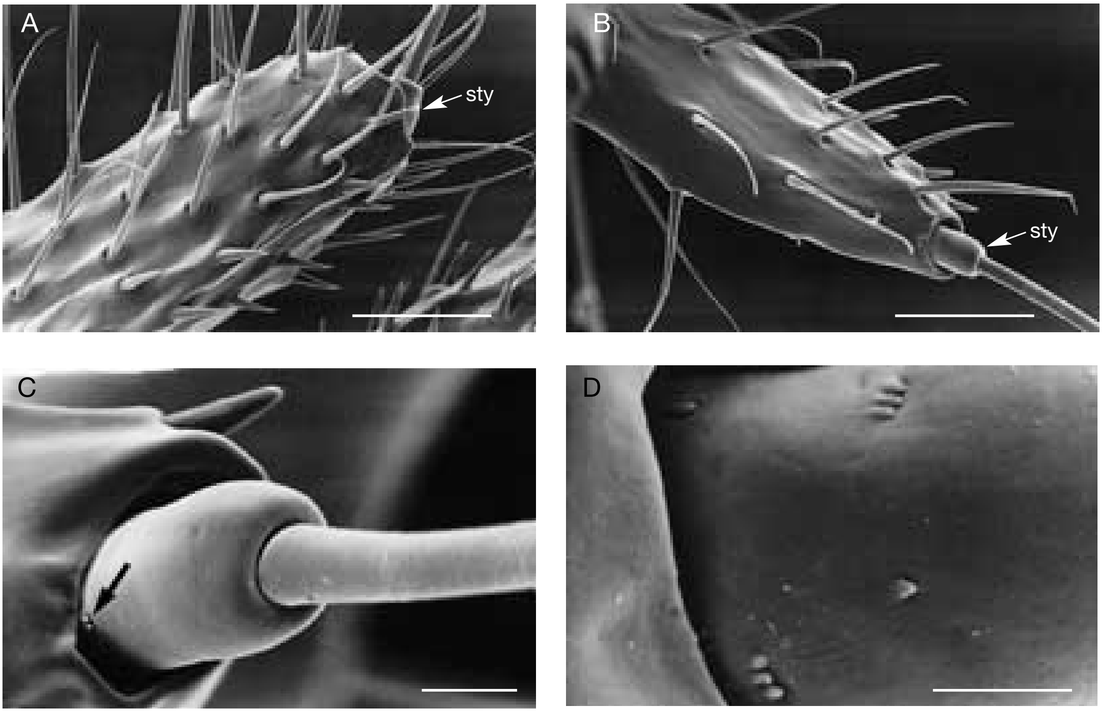


FIG. 10. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, détails de l'extrémité des gonopodes IX des femelles pour montrer la présence d'un véritable gonostyle ; **A**, *E. csikii csikii* Bänninger, de Hoa Binh. Extrémité du gonocoxite et gonostyle (**sty**) ; **B**, mêmes formations chez *E. matanga matanga* Andrewes, 1919, de Sumatra (Palembang) ; **C**, *idem*, le gonostyle davantage grossi, montrant la présence d'épines tégumentaires (**flèche**) ainsi que la base de la grande sensille trichoïde terminale ; **D**, *idem*, base du gonostyle avec épines tégumentaires. Échelles : A-B, 30 µm ; C, 5 µm, D, 3 µm.

annelée, plus ou moins recourbée en U (Fig. 11D).

Eustra matanga Andrewes, 1919

DIAGNOSE

Long. 3,2 mm. Yeux assez développés, plus convexes que les tempes. Édéage (Fig. 6A) large et court, l'apex très aminci. Paramère gauche en palette variablement élargie selon les populations ou les sous-espèces. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes fusiformes mais assez étirés, avec un gonostyle terminal (Figs 9F ; 10B, C) ; la spermathèque courte, membraneuse mais en partie annelée (Fig. 11F).

REMARQUE

Les taxons allopatriques *Eustra matanga*, *E. pseudomatanga* n. sp., *E. csikii* et *E. taiwanica* n. sp. pourraient être traités comme autant de sous-espèces très différenciées d'une même « espèce » polytypique.

Eustra matanga matanga Andrewes, 1919

Eustra matanga Andrewes, 1919 : 299.

?*Eustra plagiata* Schmidt-Goebel – Andrewes 1929 : 170.

TYPE. — Holotype 1 ex. (sexe non étudié), Bornéo, Sarawak occidental, Mont Matang, G. E. Bryant, 1.II.1914 (BMNH).

DISTRIBUTION. — **Bornéo, Sarawak.** Mont Matang (Sarawak occidental), E. Bryant (MCZC, BMNH). — Nanga Pelagus, 180-585 mètres, T. C. Maa, 7-14. VIII.1958 (BMH). — Mont Poi, 200 pieds, E. Mjoberg (BMNH). — Gunung Mulu, N. M. Collins, II.1978 (BMNH).
Bornéo, Brunei. Environs de Lamunin, Bukit Sulang, N. E. Stork, 7.IX.1982 (BMNH).
Bornéo, Sabah. Rivière Mamut, « Poring Springs », N. E. Stork, 15-16.VIII.1982 (BMNH).
Java. Bondowoso, Plateau Idjen, 1200 mètres,

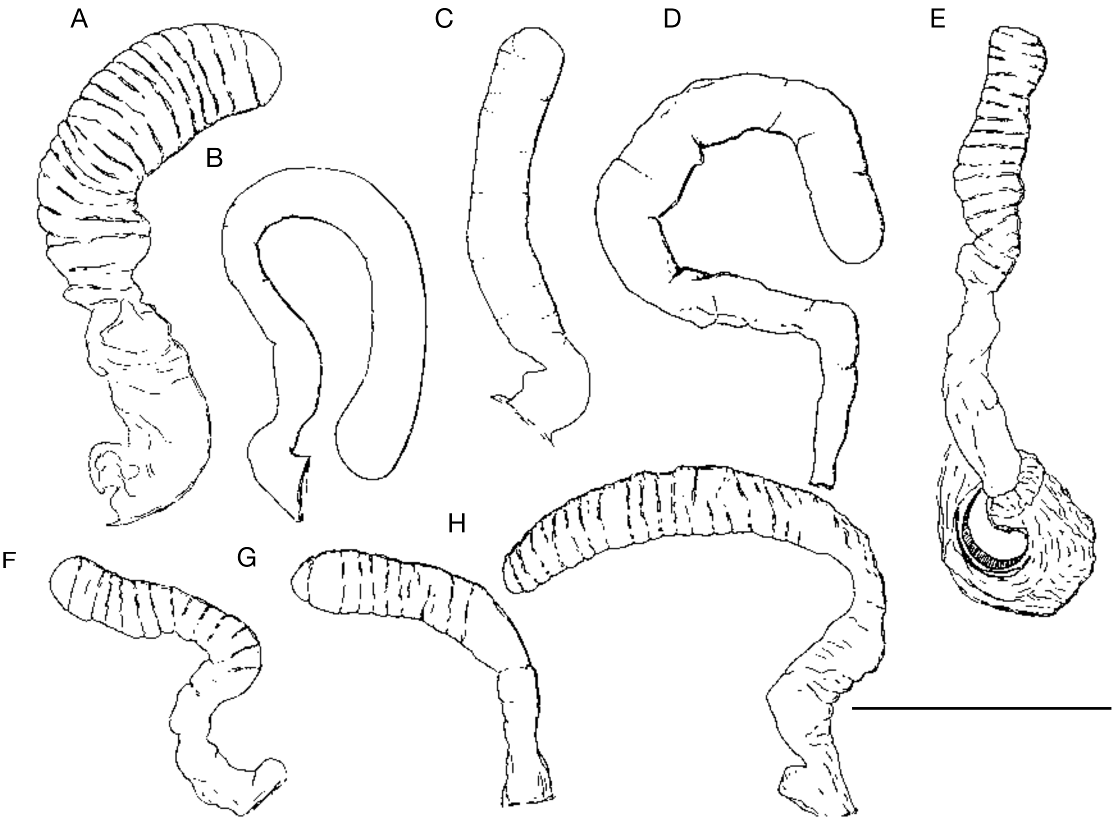


FIG. 11. — *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, spermathèque des femelles ; **A**, *E. japonica* Bates, 1892 ; **B**, *E. lebretoni* Deuve, 1987 ; **C**, *E. honchongensis* Deuve, 1996 ; **D**, *E. chinensis* Bänninger, 1949 ; **E**, *E. taiwanica* n. sp ; **F**, *E. matanga matanga* Andrewes, 1919 ; **G**, *E. plagiata peguensis* n. subsp ; **H**, *E. storki* n. sp. Échelle : 0,2 mm.

H. R. Folkersma, II.1939 (BMNH). — « G. Tangkoeban Prahoe, 4000-5000 Voet, Dreanger », F. C. Drescher, VI.1933 (RMNH).
Sumatra. Palembang, J. Bouchard (MNHN, RMNH). — Si-Rambé, E. Modigliani, XII.1890-III.1891 (MCSN).

DIAGNOSE

Coloris testacé, la tête un peu plus sombre que le pronotum, la partie postérieure des élytres plus ou moins largement rembrunie sur le disque. Paramère gauche assez court, l'apex modérément dilaté en palette (Fig. 6A). Pronotum : lp/Lp = 1,55.

Eustra matanga darlingtoni n. ssp.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Philippines, Luzon, Laguna, Mont Makiling, Darlington, IX.1945 (MCZC) ; paratypes 16 exemplaires, même provenance (ETH, MNHN, MCZC).

ÉTYMOLOGIE. — Ce taxon est dédié à la mémoire de son récolteur, le Dr P. J. Darlington, carabidologiste bien connu, professeur à l'Université d'Harvard.

DISTRIBUTION. — **Philippines, Luzon.** Mont Makiling, Darlington, IX.1945 (ETH ; MCZC). — Province d'Ifugao, Mont Polis, 1900 mètres, M. Sato, 4-5.VI.1977 (NSMNH).

DIAGNOSE

Comme la forme typique, mais le coloris souvent plus clair, le paramère gauche plus allongé (Fig. 6B).

Eustra matanga negrosensis n. ssp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Philippines, Negros méridional, Dumaguete, J. W. Chapman (MCZC).

DISTRIBUTION. — **Philippines, Negros.** Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Comme *E. m. matanga* et *E. m. darlingtoni* n. ssp., mais le paramère gauche nullement dilaté à l'apex, au contraire fusiforme (Fig. 6C), plus allongé toutefois que chez *Eustra pseudomatanga* n. sp.

Eustra csikii Jedlička, 1968

Eustra csikii Jedlička, 1968 : 294.

DIAGNOSE

Comme *E. matanga*, mais l'édéage du mâle à peine plus allongé, avec la lame apicale moins fortement incurvée, le sommet du paramère gauche dilaté en une palette plus large (Fig. 6D). Yeux développés, plus convexes que les tempes. Pronotum 1,50 fois plus large que long, les bordures latérales denticulées. Genitalia femelles orthotopiques, avec les mêmes caractéristiques générales que *E. matanga*.

Eustra csikii csikii Jedlička, 1968

TYPE. — Holotype 1 ♂, Vietnam, Province de Ninh-Binh, Réserve de Cuc Phuong, Dang, 200 mètres, T. Pocs, entre le 13 et le 18.X.1963 (MNP).

DISTRIBUTION. — **Vietnam septentrional.** Hoa-Binh, A. de Cooman, (MNHN, ETH). — Ninh-Binh, T. Pocs, X.1963 (MNP). — Cao-Bang, III.1949 (MNHN).

DIAGNOSE

Coloris plus sombre : le pronotum clair, la tête et les élytres nettement rembrunis.

Eustra csikii burmanensis n. ssp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Birmanie, Tenasserim, Thagala, L. Fea, IV.1887 (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Birmanie, Tenasserim.** Thagala, L. Fea, IV.1887 (MNHN).
Singapour (A. Raffray) (MNHN).

DIAGNOSE

Comme la forme typique, mais le coloris clair, identique à celui de *E. matanga* : la tête testacée, à peine plus sombre que le pronotum, les élytres modérément rembrunis sur la partie postérieure du disque.

Eustra taiwanica n. sp.

Eustra plagiata Schmidt-Goebel – Andrewes 1929 : 170.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Chine, Taiwan, « Fakao », H. Sauter, 21.VII.1909 (RMNH).

DISTRIBUTION. — **Chine, Taiwan.** « Fakao », H. Sauter, 21.VII.1909 (RMNH). — Taiwan méridional, « Gyamma », H. Sauter, 4.VI.1907 (IRSNB). — « Pilam », I.1908 (Muséum Budapest). — « Kosempe », H. Sauter, 11.I.1908 (RMNH). — Horisha, F. Muir, XII.1913 (BMH).

DIAGNOSE

Morphologiquement proche de *E. csikii* et sa sous-espèce *burmanensis* n. ssp., mais les yeux plus petits, toutefois un peu plus convexes que les tempes. Taille assez réduite (long. 3,2 mm). Coloris testacé jaune clair, mais la tête nettement plus foncée, brun roussâtre testacé, les élytres clairs, avec parfois une très faible tache de rembrunissement sur le disque, mais peu distincte. Pronotum modérément transverse (lp/Lp = 1,60), les côtés faiblement denticulés, un peu sinués avant les angles basaux qui sont subdroits ou obtus, mais vifs. Édéage comme *csikii*, avec de forts sclérites dentiformes sur l'endophallus. Paramère gauche court, l'apex dilaté en palette assez large. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes fusiformes mais assez courts, avec un petit gonostyle apical (Fig. 9G) ; la spermathèque membraneuse, longue, annelée à l'apex, débouchant dans une formation subcirculaire un peu sclérifiée, très caractéristique (Fig. 11E).

Eustra pseudomatanga n. sp.

DIAGNOSE

Comme *E. matanga*, mais en moyenne plus petit (2,8-3,0 mm), plus clair, les élytres jaune testacé concolore, sans rembrunissement de l'aire discale postérieure. Yeux davantage réduits. Paramère gauche court et fusiforme, progressivement aminci vers l'apex (Fig. 6E). Pronotum : lp/Lp = 1,57 à 1,68. Genitalia

femelles orthotopiques, sensiblement comme *E. matanga*.

Eustra pseudomatanga pseudomatanga n. ssp.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Sulawesi, Tengah, environs de Morowali, Bassin de la Rivière Ranu, M. J. D. Brendell, entre le 27.I.1980 et le 20.IV.1980 (BMNH) ; paratypes : 11 exemplaires, même provenance (BMNH, MNHN).

DISTRIBUTION. — **Sulawesi.** Tengah, environs de Morowali. Seule est connue la série typique.

DIAGNOSE

Pronotum avec les angles basaux petits et obtus, les gouttières et les marges latérales plus étroites.

Eustra pseudomatanga cavernicola n. ssp.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Sulawesi, province de Sulawesi Selatan, Kabupaten Bone, près de Tacipi, grotte « Gua Salobuta », L. Deharveng et A. Bedos, 14. VIII.1988, « relevé SULA-61 » (MNHN) ; paratype 1 ♂, même provenance (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Sulawesi Sulatan.** Seule est connue la série typique.

DIAGNOSE

Très proche morphologiquement de la forme typique, mais dépigmenté, le pronotum avec les angles basaux plus grands et vifs, les gouttières plus larges, plus évasées, les marges latérales plus amples.

Eustra plagiata Schmidt-Goebel, 1846

DIAGNOSE

Édéage sensiblement comme celui des espèces précédentes ou à peine plus allongé, le paramère gauche particulièrement long et étroit, à extrémité émoussée ou arrondie (Fig. 6F, G). Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes fusiformes mais étroits et étirés, avec un gonostyle terminal (Fig. 9I) : la spermathèque membraneuse, assez courte, un peu annelée (Fig. 11G).

Eustra plagiata plagiata Schmidt-Goebel, 1846

Eustra plagiata Schmidt-Goebel, 1846 : 66. — Chaudoir 1854 : 310 ; 1868 : 71.

TYPES. — L'espèce *E. plagiata* Schmidt-Goebel, 1846, étant polytypique, il est souhaitable de désigner le lectotype du taxon nominal pour mieux fixer la nomenclature et éviter toute équivoque.
Lectotype (présente désignation) : 1 ♂, « Lectotype [étiquette rouge] /*Birma, Helfer* [étiquette blanche] / *plagiata Sch. G.*, col. Helfer [étiquette blanche] / Mus. Pragense, coll. Helfer [étiquette blanche] / Mus. Nat. Pragae, Inv. *26475* [étiquette orange] / Typus ! teste Dr. J. Obenberger [étiquette rouge] / *Eustra plagiata Schm.-G., Lectotype*, Th. Deuve dés. 1996 [étiquette blanche] », *ex* coll. Helfer (MNP).
Paralectotype : 1 ♂, Birmanie, Tenasserim, *ex* coll. Helfer (MNP Inv. n°26474).

DISTRIBUTION. — **Birmanie, Tenasserim.**

DIAGNOSE

Pronotum modérément cintré en arrière, les côtés denticulés et assez peu sinués avant les angles basaux, qui sont obtus, peu saillants (lp/Lp = 1,50). Paramère gauche de l'édéage rétréci vers l'apex (Fig. 6G).

Eustra plagiata peguensis n. ssp.

Eustra plagiata Schmidt-Goebel – Bates 1892 : 269. — Andrewes 1919 : 299 ; 1929 : 170.

Eustra biplagiata [sic] Schmidt-Goebel – Lewis 1896 : 330.

TYPES. — Holotype 1 ♂, Birmanie, Pegu [= Bago], Palon, L. Fea, VII-IX.1887, (IRSNB) ; paratypes 2 ♀♀, même provenance (MCSN et BMNH) ; 1 ♀, Birmanie, Bhamo, L. Fea, VI.1885 (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Birmanie.** Palon (Bago). — Bhamo. Seule est connue la série typique, de Palon et Bhamo.

DIAGNOSE

Comme la forme typique, mais le pronotum plus cintré en arrière, les côtés lisses, bien sinués avant les angles basaux, qui sont vifs. Paramère gauche de l'édéage longiligne, mais faiblement élargi vers l'apex (Fig. 6F).

Eustra ceylanica n. sp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Ceylan, Colombo, Waaga, J. Balogh, 18.VI.1968 (SIW).

DISTRIBUTION. — **Ceylan.** Colombo, Waaga. Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Long. 3,2 mm. Coloris jaune testacé, les appendices plus pâles, la tête au contraire assombrie, les

élytres avec une assez large aire de rembrunissement vers le milieu du disque. Yeux assez grands, saillants, nettement plus convexes que les tempes. Pronotum modérément transverse (lp/Lp = 1,55), bien rétréci en arrière, les côtés non denticulés, distinctement sinués juste avant les angles basaux qui sont subdroits mais petits, à peine émoussés. Édéage de l'holotype brisé, non représentable. Endophallus avec des sclérites dentiformes. Paramère gauche (Fig. 6I) assez fin, l'apex un peu dilaté. Femelle inconnue.

Eustra indica n. sp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Inde, Mysore (MNHN).

DISTRIBUTION. — **Inde.** Mysore. Seul l'holotype est connu.

DIAGNOSE

Long. 3,2 mm. Morphologiquement proche de *E. ceylanica* n. sp., mais la tête nullement foncée, de même teinte que le pronotum, les yeux plus petits quoique convexes, les angles basaux du pronotum subdroits mais moins saillants, le paramère droit (Fig. 6H) un peu moins allongé et moins étroit. Coloris testacé, les élytres avec une assez large aire de rembrunissement vers le milieu. Pronotum modérément transverse (lp/Lp = 1,57), les côtés non denticulés, nettement sinués en arrière juste avant les angles. Édéage (Fig. 6H) avec l'apex peu incurvé, des sclérites dentiformes sur l'endophallus. Paramère gauche modérément dilaté en palette arrondie. Femelle inconnue.

Eustra storki n. sp.

TYPE. — Holotype 1 ♂, Inde méridionale, Nilgiri Hills (MNHN).

ÉTYMOLOGIE. — Espèce très cordialement dédiée au Dr N. Stork, qui avait entrepris cette révision taxonomique du genre *Eustra* mais qui, appelé à d'autres tâches, a bien voulu m'en transmettre le matériel par lui rassemblé et me confier la mise en œuvre de son projet initial. Qu'il en soit très chaleureusement remercié. L'un des spécimens d'*Eustra storki* n. sp. porte d'ailleurs une étiquette de sa main avec la mention : « *Eustra spec. nov.,* N. Stork det. 1989 ».

DISTRIBUTION. — **Inde méridionale.** Nilgiri Hills (MNHN). — Monts Anamalai, Cinchona, 3500 pieds, P. S. Nathan, V.1956 (MCZC).

DIAGNOSE

Espèce d'assez grande taille (long. 3,8-4,0 mm), bien reconnaissable à ses yeux grands mais modérément convexes (moins saillants que chez *E. ceylanica* n. sp.), ses angles basaux du pronotum obtus et émoussés, ses élytres allongés, avec une tache rembrunie située plutôt en arrière du milieu du disque. Testacé jaune, la tête et le prothorax concolores, le pronotum transverse (lp/Lp = 1,60), rétréci en arrière, les côtés non denticulés, nettement sinués avant les angles. Édéage (Fig. 6J) assez grand, l'apex progressivement aminci et modérément incurvé, l'endophallus avec des sclérites dentiformes développés, dont l'un remarquablement hypertrophié en forme de massue. Paramère gauche long et étroit, l'apex assez brusquement dilaté. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes en très longues et élancées baguettes fusiformes, avec un gonostyle terminal (Fig. 9K) ; la spermathèque modérément allongée, la membrane plissée, comme annelée (Fig. 11H).

Eustra andrewesiana n. sp.

?*Eustra plagiata* Schmidt-Goebel– Andrewes 1929 : 170.

TYPE. — Holotype 1 ♀, Inde, Nilgiri Hills, 3500 pieds, H. E. Andrewes, XII.1907 (BMNH).

ÉTYMOLOGIE. — Espèce dédiée à la mémoire du célèbre carabidologiste britannique H. E. Andrewes, qui l'a récoltée.

DISTRIBUTION. — **Inde méridionale.** Nilgiri Hills. Seul l'holotype est connu.

REMARQUE

Il est probable que ce spécimen corresponde à celui signalé sous le nom de « *Eustra plagiata* Schmidt-Goebel » par Andrewes (1929), récolté par lui-même dans la localité suivante : Inde, Madras, Nilgiri Hills, Ouchterlony Valley.

DIAGNOSE

Morphologiquement proche de *E. storki* n. sp. par sa taille (long. : 4,0 mm) et ses élytres allongés, mais entièrement testacé jaune pâle, les élytres nullement rembrunis, les yeux réduits, très petits, toutefois convexes, les angles basaux du pronotum subdroits et vifs. Pronotum

modérément transverse (lp/Lp = 1,58), les côtés non denticulés, nettement sinués avant les angles. Genitalia femelles orthotopiques, les gonopodes fusiformes mais allongés, assez étroits, avec un gonostyle terminal (Fig. 9L).

VIE CAVERNICOLE ET NÉOTÉNIE

Ainsi révisé, le genre *Eustra* Schmidt-Goebel, 1846, s'avère beaucoup plus répandu que l'on ne croyait puisqu'il couvre la quasi-totalité de la zone orientale. D'autres espèces seront certainement découvertes dans les litières des forêts mais aussi dans les cavités souterraines de ces régions, dont l'exploration ne fait que commencer. Les deux particularités remarquables de ces insectes semblent liées. Ce sont, d'une part l'adaptabilité à la vie cavernicole, qui n'est pas si répandue parmi les coléoptères Adephaga, surtout sous les climats tropicaux, d'autre part l'existence d'une néoténie partielle limitée aux femelles, qui est à proprement parler exceptionnelle à un tel degré de caractérisation parmi tous les insectes Ptérygotes.
Néoténie et vie cavernicole ont souvent été associées. Sans chercher d'exemple plus loin que chez les coléoptères Carabiques, Jeannel dès 1926 notait des traits juvéniles (« pré-imaginaux ») apparents au sein des lignées troglobies des Trechidae qu'il étudiait. Le rôle de la lumière comme stimulateur de sécrétions hormonales influant directement ou indirectement sur le taux d'hormone juvénile dans l'hémolymphe étant connu, le lien entre vie dans le monde souterrain obscur et persistance de traits néoténiques chez des insectes était facile à évoquer (Deuve 1987b), à défaut de le démontrer. Gould (1977) a aussi fortement insisté sur la corrélation existant entre néoténie et milieu écologique stable, ce qui est tout particulièrement le cas du milieu souterrain, d'autant que les Carabiques troglobies y ont pas ou peu de prédateurs (araignées ?). Ils se situent au sommet de la chaîne trophique et ont une stratégie reproductive de type K. Toutes ces caractéristiques sont classiquement associées à la néoténie que l'on serait tenté de considérer ici comme une *conséquence* de la vie cavernicole.

Le problème est en réalité beaucoup moins simple. En effet, bien qu'une analyse phylogénétique du genre *Eustra* n'ait pas été effectuée dans ce travail, il apparaît clairement, au vu de la distribution des caractères morphologiques, que d'une part *tous* les représentants du genre ont des genitalia femelles néoténiques, et que d'autre part les quatre ou cinq espèces aveugles et véritablement troglobies se réfèrent à une ou à quelques lignées localisées en Thaïlande et elles ne correspondent nullement, par leur morphologie adaptative ultraspécialisée, au plan de base des *Eustra*. En d'autres termes, le plus récent ancêtre commun du genre *Eustra*, tout néoténique qu'il fût, n'était pas cavernicole.
Le surprenant concept de « préadaptation » a souvent été invoqué pour expliquer la colonisation du milieu souterrain. Au sens de Cuénot (1914, 1925), qui a défendu et largement divulgué cette notion, les organismes colonisent de nouvelles niches écologiques parce que certains caractères adaptatifs correspondants « pré-existent » au sein de ces espèces. Pour éviter ces connotations téléonomiques, mais par l'usage d'un truisme, il suffirait de dire qu'une adaptation est possible seulement si les caractéristiques génétiques de l'espèce la permettent, ou, si l'on préfère, que l'adaptation est révélatrice de la potentialité.
Ce concept bien peu convaincant de préadaptation ne doit pas être confondu avec celui plus récent d'« exaptation » proposé par Gould & Vra (1982). Dans ce dernier cas, il ne s'agit pas de caractères « préadaptés » qui pré-existeraient fortuitement à point nommé, mais de caractères acquis initialement dans un autre contexte, susceptibles d'être en quelque sorte « captés » par la pression sélective pour de nouvelles fonctions adaptatives. Il n'y a pas préadaptation mais changement de contexte de sélection naturelle.
Quoi qu'il en soit, si spécialisé apparaît-il, on ne voit guère pourquoi le milieu souterrain serait si particulier que sa colonisation doive faire intervenir des processus évolutifs exceptionnels. À partir de la litière humide, de l'entrée des grottes ou de l'habitat lapidicole, la colonisation des fissures et des cavités du sous-sol s'est faite progressivement

comme toute colonisation d'un milieu naturel vierge. Qu'y a-t-il de particulier à ce processus ?

Le fait troublant dans le cas des *Eustra* est l'apparition de traits néoténiques *juste avant* la colonisation des grottes. Ce qui pose un bien curieux problème biologique et renverrait effectivement au concept de préadaptation.

Il est difficile de n'y voir qu'une pure coïncidence : une lignée montre dans son plan de base des caractères néoténiques exceptionnels parmi tous les insectes holométaboles puis, *dans un second temps*, cette lignée colonise le milieu souterrain, ce qui est un autre phénomène rare. De toute évidence, la néoténie n'est pas ici une conséquence de la vie souterraine. Je n'ai pas d'explication à ce fait remarquable sinon la corrélation mise en évidence par Gould entre néoténie, milieu stable et stratégie reproductive de type K. En effet, une relation de corrélation, à la différence d'une relation de causalité, n'implique pas un ordre dans l'apparition de ses termes.

Cependant, bien d'autres lignées de petits Carabiques vivent comme les *Eustra* dans la litière des régions tropicales. Ils n'ont pas pour autant développé des traits néoténiques ni n'ont ensuite colonisé le monde souterrain. Les *Eustra* présentent donc une petite énigme biologique qui mériterait de faire l'objet d'études plus approfondies. Leur mode de vie (habitat, alimentation, reproduction), dont on ne sait pas grand chose, devra être étudié dans le détail pour mieux comprendre ces particularités exceptionnelles.

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement le Dr N. Stork, alors au Natural History Museum (Londres), qui avait entrepris cette révision du genre *Eustra*, mais a finalement décidé de me confier l'exploitation de ses propres données. Luimême avait procédé aux emprunts de spécimens-types dans les musées et il avait rassemblé presque tous les spécimens connus dans le monde de ces rares insectes. Lorsqu'il m'a communiqué l'ensemble de ce matériel, une partie importante des exemplaires étaient déjà disséqués, ce qui a facilité d'autant mon travail.

Pour le long prêt des types et des spécimens dont ils ont ou avaient la charge de conservation, et pour leur confiance, je remercie les responsables de collections suivants : MM. le Dr C. Bésuchet et le Dr I. Löbl (MHNG), le Dr K. Desender (IRSNB), le Dr T. L. Erwin (SIW), le Dr N. Fukuhara (NIAS), le Dr D. G. Furth et le Dr S. P. Cover (MCZC), le Dr F. Hieke (MNHU), le Dr J. Jelinek (MNP), le Dr D. Kavanaugh (CAS), le Dr J. Krikken (RMNH), le Dr O. Merkl (TMAB), le Dr T. Nyholm (NTS), le Dr R. Poggi (MCSN), le Dr G. Samuelson (BMH), le Dr W. Sauter et le Dr B. Merz (ETH), le Dr S. -I. Uéno (NSMNH).

Cet article est la publication n° 30 du Programme Pluriformation « *Biodiversité de la faune et de la flore de l'Asie du Sud-Est* » du Muséum national d'Histoire naturelle. [Publication n° 29 : Dubois A. & Ohler A. 2000. — Systematics of *Fejervarya limnocharis* (Gravenhorst, 1829) (Amphibia, Anura, Ranidae). 1. Nomenclatural status and type-specimens of the nominal species *Rana limnocharis* Gravenhorst, 1829. *Alytes* 18 : 15-50]

RÉFÉRENCES

ANDREWES H. E. 1919. — Papers on Oriental Carabidae. III. *Annals and Magazine of Natural History* (IX) 4: 290-300.

ANDREWES H. E. 1929. — Coleoptera. Carabidae. I: Carabinae. *Fauna of British India, including Ceylon and Burma.* Taylor & Francis, London, xviii + 431 p., 9 pls, 1 carte.

BALL G. E. & MCCLEVE S. 1990. — The middle american genera of the tribe Ozaenini with notes about the species in southwestern United States and selected species from Mexico. *Quaestiones Entomologicae* 26: 30-116.

BÄNNINGER M. 1927. — Die Ozaenini (Col. Carab.). 10 : Beitrag zur Kenntnis der Carabinae. *Deutsche entomologische Zeitschrift* 1927: 177-216.

BÄNNINGER M. 1949. — Ueber Carabinae (Col.). Ergänzungen und Berichtigungen III, mit Bemerkungen zu R. Jeannels neuer Einteilung der Carabiden. *Mitteilungen der münchener entomologischer Gesellschaft* 35-39 (1945-1949): 127-157.

BASILEWSKY P. 1959. — Révision des Crepidogastrini. *Revista de Entomologia de Moçambique* 2: 289-352.

BATES H. W. 1873. — On the geodephagous Coleoptera of Japan. *Transactions of the Entomological Society of London*: 219-322.

BATES H. W. 1892. — Viaggio di Leonardo Fea in Birmania e regioni vicine. XLIV: List of the Carabi-

dae. *Annali del Museo civico di Storia Naturale di Genova* 32: 265-428.

CASALE A., VIGNA TAGLIANTI A. & JUBERTHIE CHR. 1998. — Coleoptera Carabidae, *in* JUBERTHIE CHR. & DECU V. (eds), *Encyclopaedia Biospeologica* 2: 1047-1081.

CHAUDOIR BARON DE 1868. — Révision du Groupe des Ozaenides. *Annales de la Société entomologique de Belgique* 11 (1867-1868) : 43-74.

CHAUDOIR M. de 1854. — Mémoire sur la Famille des Carabiques. 4e partie. *Bulletin de la Société impériale des Naturalistes de Moscou* 27 : 279-352.

CUÉNOT L. 1914. — Théorie de la préadaptation. *Scientia* 16: 60.

CUÉNOT L. 1925. — *L'adaptation*. Doin, Paris, 420 p.

DARLINGTON P. J. 1950. — Paussid beetles. *Transactions of the American Entomological Society* 76: 47-142.

DEHARVENG L. & LECLERC Ph. 1989. — Recherches sur les faunes cavernicoles d'Asie du Sud-Est. *Mémoires de Biospéléologie* 16 : 91-110.

DEUVE TH. 1986. — Ozaeninae cavernicoles de Thaïlande : diagnoses préliminaires (Coleoptera, Paussidae). *Revue française d'Entomologie* (N. S.) 8 : 161.

DEUVE TH. 1987a. — Faune cavernicole de Thaïlande : coléoptères Paussidae Ozaeninae. *Bulletin de la Société entomologique de France* 91 (1986) : 237-242.

DEUVE TH. 1987b. — Étude de deux Ozaeninae troglobies de Thaïlande à genitalia femelles néoténiques (Coleoptera, Paussidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N. S.) 23 : 287-298.

DEUVE TH. 1988a. — *Études morphologiques et phylogénétiques sur l'abdomen et les genitalia ectodermiques femelles des coléoptères Adephaga.* Thèse Université Paris VI, Paris, France, 441 p., 285 Figs.

DEUVE TH. 1988b. — Coléoptères Caraboidea des milieux souterrains de l'Asie du Sud-Est, *in* Expéditions de l'APS en Asie du Sud-Est. *Travaux scientifiques* 1: 17-20.

DEUVE TH. 1988c. — Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des coléoptères et des autres insectes holométaboles ? *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N. S.) 5 : 21-34.

DEUVE TH. 1988d. — *Trechiama siamensis* n. sp., nouveau coléoptère cavernicole des karsts de Thaïlande (Trechidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 92 : 285-290.

DEUVE TH. 1990. — *Mateuius troglobioticus* n. gen., n. sp., coléoptère cavernicole des karsts de Sulawesi (Harpalidae, Pterostichinae, Abacetini). *Revue française d'Entomologie* (N. S.) 12 : 95-99, 190.

DEUVE TH. 1993. — L'abdomen et les genitalia des femelles de coléoptères Adephaga. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 155 : 184 p.

DEUVE TH. 1994. — Sur la présence d'un « épipleurite » dans le plan de base du segment des Hexapodes. *Bulletin de la Société entomologique de France* 99 : 199-210.

DEUVE TH. 1996. — Description d'un coléoptère troglobie du genre *Eustra*, découvert dans un karst du Vietnam méridional (Paussidae). *Revue française d'Entomologie* (N. S.) 18 : 23-26.

DEUVE TH. 1998. — Nouveaux Trechini du Tibet et des régions limitrophes (Coleoptera, Trechidae). *Revue française d'Entomologie* (N. S.) 19 (1997) : 139-154.

DEUVE TH. 2000. — Un nouveau genre de Trechinae aphaenopsien et une nouvelle *Eustra* microphtalme, cavernicoles dans un karst du Laos (Coleoptera, Trechidae et Paussidae). *Revue française d'Entomologie* (N. S.) 22 : 37-42.

GOMY Y. 1987. — Albert de Cooman (1880-1967) ou le double apostolat. *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N. S.) 4 : 181-194.

GOULD S. J. 1977. — *Ontogeny and Phylogeny*. Belknap Press, Cambridge (Mass.), xviii + 501 p.

GOULD S. J. & VRA E. S. 1982. — Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.

JEANNEL R. 1926. — Monographie des Trechinae (1re livraison). *Abeille* 32 : 221-550.

JEANNEL R. 1946. — Coléoptères Carabiques de la Région Malgache (première partie). *Faune de l'Empire français* 6 : 1-372.

JEANNEL R. 1965. — La genèse du peuplement des milieux souterrains. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 2 : 1-22.

JEDLIČKA A. 1968. — Neue Carabiden aus der palaearktischen Region (Coleoptera, Carabidae). *Reichenbachia* 8: 285-296.

LACORDAIRE TH. 1854. — *Histoire naturelle des insectes. Genera des coléoptères*. Tome Premier. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 486 p.

LEWIS G. 1896. — On new species of Coleoptera from Japan, and notices of others. *Annals and Magazine of Natural History* (VI) 17: 329-343.

SCHMIDT-GOEBEL H. M. 1846. — *Faunula Coleopterorum Birmaniae, Adjectis Nonnulis Bengaliae Indigenis*. Gottlieb Hasse Söhne, Prague, viii + 94 p., 3 pls.

SLOANE T. G. 1924. — The classification of the family Carabidae. *Transactions of the Entomological Society of London* 1-2 (1923): 234-250.

STORK N. E. 1985. — *Dhanya*, a Southeast Asian genus of ozaenine ground beetles. *Journal of Natural History* 19: 1113-1138.

UÉNO S.-I. 1964. — Notes on carabid beetles from the Amami Group of the Ryu-Kyu Islands. *Kontyû,* Tokyo 32: 249-263.

UÉNO S.-I. 1981. — A new blind species of the genus *Eustra* (Coleoptera, Paussidae) from Northern Thailand. *Kontyû,* Tokyo 49: 620-623.

UÉNO S.-I. 1985. — *Paussidae*, *in* UÉNO S.-I., KUROSAWA Y. & SATÔ M. (eds), *The Coleoptera of Japan in Color*. Vol. 2. Hoikusha, Osaka: 4-5.

Soumis le 26 mai 2000 ;
accepté le 7 décembre 2000.